Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER - PASADENA, **E. BÜNNING** - TÜBINGEN, **A. ERNST** - ZÜRICH
H. v. GUTTENBERG - ROSTOCK, **R. HARDER** - GÖTTINGEN
W. SCHUMACHER - BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

47. BAND, 3. HEFT

MIT 29 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 9. JUNI 1956)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1956

Planta (Berl.)

Preis DM 19.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 27901

---

47. Band **Inhaltsverzeichnis** 3. Heft

Seite

Renner, O., Europäische Wildarten von Oenothera III. Mit 17 Textabbildungen 219

Ahlgrimm, E.-D., Beiträge zur Frage der Biogenese sekundärer Stoffwechselprodukte dargestellt an Mentha piperita L. und an Fagopyrumarten. Mit 6 Textabbildungen 255

Woll, E., Zur Abgabe von Nucleolusstoffen an das Cytoplasma. Mit 4 Textabbildungen 299

Hofmann, G., Verdunstung und Tau als Glieder des Wärmehaushalts. Mit 2 Textabbildungen 303

Planta, Bd. 47, S. 219—254 (1956)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

EUROPÄISCHE WILDARTEN VON OENOTHERA. III

Von

O. Renner

Mit 17 Textabbildungen *

(Eingegangen am 10. Februar 1956)

Seit meiner Mitteilung von 1950 sind uns fast keine neuen Funde von Oenotheren bekanntgeworden: eine sehr schmalblättrige und dazu cruciate Form von *Oe. biennis*, eine sehr charakteristische als *Oe. nuda* bezeichnete neue Art aus Frankreich, und eine von Herrn Dr. Merxmüller am Bahnhof bei München-Laim beobachtete Form, deren Analyse eben erst begonnen ist. Als vergängliche Adventivgäste werden immer wieder neue Arten da und dort aus Amerika eingeschleppt werden, aber die genauere Analyse lohnt sich wohl nur bei solchen Typen, die sich einigermaßen einbürgern oder deren Kreuzungen interessante Besonderheiten erkennen lassen. Was im folgenden mitgeteilt wird, erweitert zur Hauptsache nur unsere Kenntnis der früher beschriebenen Arten und Mischlinge um ein weniges. Weil gegenwärtig an mehreren Orten den wilden Oenotheren Aufmerksamkeit geschenkt wird, darf auf die zu erwartenden Bastarde und ihre Charaktere in kurzer Übersicht hingewiesen werden.

Die Pollenuntersuchungen des Jahres 1938 waren in Jena von meiner langjährigen technischen Assistentin Frl. Herta Kellner an Mikrotomschnitten ausgeführt. Später haben mit Karmin gefärbte Quetschpräparate angefertigt und untersucht: in Jena Frau Dr. Gudrun Preuß-Herzog (1940/41), Frl. Dr. Anne-Liese Kaienburg (1943/44), Frl. Edeltraut Peitscher (1946/47), in München Herr Dr. Wilfried Stubbe (1951—1953), der auch eine Anzahl Kreuzungen hergestellt hat. Frl. Ute Hirmer hat die Verbindungen der neuen *Oe. nuda* aufgezogen, aber nicht mehr bearbeitet. Die allermeisten maßgebenden Präparate wurden von mir kontrolliert. Allen Helfern danke ich auch an dieser Stelle.

Stämme, mit denen nicht ständig experimentiert wurde, kamen nicht jedes Jahr zur Aussaat und Aufzucht. Um einen Stamm über 12 Jahre hin zu erhalten, genügt folgendes Verfahren. 1. Jahr: Ernte nach Selbstbestäubung. Aussaat der Samen im 3. Jahr, Ernte; ein Teil der Sämlinge wird im Topf im Zustand kleiner Rosetten überwintert, so daß auch noch im 4. Jahr geerntet werden kann. Von der Aufzucht im 7. und 8. Jahr wird wieder geerntet, und dann im 11. und im 12. Jahr. — Im 4. Jahr sind die Samen mitunter, aber nicht immer noch keimfähig.

* Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für Unterstützung verpflichtet.

Elisabeth Schiemann proleptisch zum 75. Geburtstag gewidmet.

1. Oe. parviflora L.

Der Botanische Garten Straßburg bot im Herbst 1951 Wildsamen von *Oe.* „*muricata* L." an. Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. Linder in Straßburg handelt es sich dabei um Pflanzen vom Bahndamm bei Bennwihr nördlich Colmar. Die Absaat lieferte zum Teil (vgl. unten bei *Oe. ammophila*) typische *Oe. parviflora* mit im Garten mächtigen Rosetten (Eizellenkomplex *augens*), schwach nickenden Stengelgipfeln (Pollenkomplex *subcurvans*), sehr kleinen Blüten (Kronblätter 10 mm lang und breit). Die Chromosomenbindung ist nicht ermittelt. — Fournier gibt die Art nur für das Moselufer an; Rouy et Camus unterscheiden *parviflora* nicht von *muricata*.

Früher sind von *Oe. parviflora* analysiert worden: 1. von Rudloff eine als *Oe. pachycarpa* Renner bezeichnete Rasse unbekannter Herkunft; 2. durch Frl. Baerecke eine Sippe von Waldenburg in Schlesien; 3. weniger eingehend von mir selber (1937, 1938) eine Sippe von dem benachbarten Altwasser; jetzt wurde noch in Stichproben eine 4. Herkunft geprüft, von Freiburg i. Br. (gesammelt von Frl. Dr. W. Siebs). Alle vier Sippen erwiesen sich, soweit das Aussehen und die geprüften Verbindungen beurteilen lassen, als identisch. Sie ordnen alle in der Meiose die Chromosomen in einen 14er-Ring und sind streng heterogam; *subcurvans* ist ein einziges Mal von Rudloff (S. 501) in einem Embryosack aktiv angetroffen worden.

Zur Erweiterung der Kenntnis von der Konstitution der *Oe. parviflora* sind vor allem Kreuzungen mit drei von W. Stubbe (1953) studierten Sippen der *Oe. suaveolens* gemacht worden. Der *flavens*-Komplex der Standard-Rasse von Paris hat die Chromosomen-Enden[1] 7·8, 9·10, 11·12; *flavens* von Fünfkirchen hat demgegenüber eine (reziproke) Translokation, nämlich 7·10, 9·8, *s-flavens* von Friedrichshagen hat noch eine zweite, 7·10, 8·11, 9·12. Die neu festgestellten meiotischen Konfigurationen sind folgende:

augens von Waldenburg bildet mit *flavens* Stand. 10, 2, mit *flavens* Fünfkirchen 10, 2, 2, mit *flavens* Friedrichshagen 8, 3×2. — *augens* von Freiburg bildet mit *flavens* Stand. 12, 2, mit *flavens* Fünfk. 10, 2, 2, mit *flavens* Friedr. 8, 3×2.

[1] Catcheside (1940) hat in den Formeln, die ich, auch auf Grund züchterischer Analyse, für die Komplexe *rigens* und *flectens* gegeben hatte, die Enden 11 und 12 vertauscht. Ich hielt es für taktisch zweckmäßig, mich ihm anzuschließen (1942a, S. 119), aber Cleland ist bei meinen Festsetzungen geblieben (1950; s. Cleland u. Hammond, S. 35, 71), und so besteht eine bedauerliche Diskrepanz zwischen dem in seinen einzigartig ausgedehnten Studien verwendeten Formelsystem auf der einen und den Formeln von Catcheside und mir auf der anderen Seite. Die Formeln von Cleland (1950, S. 54) stimmen mit den von mir (1942, S. 120f.) zusammengestellten nur so weit ganz überein, wie sie das Chromosom 11.12 enthalten; sonst (bei *albicans, gaudens, rigens*) steht 11 an Stelle von 12 und umgekehrt.

subcurvans von Wald. bildet mit *albicans* (von *suaveolens* Stand.) 14, mit *flavens* von Friedr. 8, 6, mit *pingens* (von *atrovirens*) 14, mit *subpingens* (von *silesiaca*) 14, mit ^{h}*purpurata* 14. — *subcurvans* Freiburg bildet mit *flavens* Stand. 6, 4, 4, mit ^{h}*purpurata* 14.

Diese Konfigurationen vertragen sich sämtlich mit den Formeln, die Frl. Baerecke für die Komplexe der *Oe. parviflora* aufgestellt hat. Wie die Autorin hervorhebt, ergibt aber die Formel für *subcurvans*, die allerdings für *Oe. silesiaca*, nicht für *Oe. parviflora* abgeleitet ist, mit der für *augens* gefundenen Formel keinen 14er-Ring, sondern zwei Ringe von 10 und von 4 Gliedern:

augens . . . $\langle 1\cdot2 \quad 9\cdot14 \rangle \langle 3\cdot13 \quad 6\cdot5 \quad 4\cdot12 \quad 8\cdot11 \quad 7\cdot10 \rangle$
subcurvans . $\langle 2\cdot9 \quad 14\cdot1 \rangle \langle 13\cdot6 \quad 5\cdot4 \quad 12\cdot8 \quad 11\cdot7 \quad 10\cdot3 \rangle$

Dieser Widerspruch besteht heute noch, die Analyse der *Oe. parviflora*, die ja zu den verbreitesten Arten gehört, muß also noch einmal von Grund auf in Angriff genommen werden.

Der Mischling *Oe. (biennis × parviflora) albisubcurva* ist an den schmalen Blättern zwischen den Eltern leicht zu erkennen, schon als Rosette; ich habe ihn bei Waldenburg und bei Friedrichshagen gefunden (R. 1943a, S. 330). Im Garten ist er kräftig, gut fruchtbar, konstant (Konfiguration ein 14er-Ring, nach Rudloff, wie oben von dem *suaveolens*-Bastard berichtet). Der reziproke Mischling *Oe. (parviflora × biennis) auctirubata* kann stark gelbscheckig sein — die Plastiden der Mutter gehören nach Schötz zu den „schwächsten" in der Gattung —, aber wenn grün ist er sehr kräftig, der *biennis* viel ähnlicher als der *parviflora*, doch nicht mit ihr zu verwechseln: die Blüten kleiner, die Fruchtstände dichter, die Früchte dicker; eine genauere Beschreibung bei Rudloff S. 502—503. Der Bastard wird wohl nicht oft entstehen; als eine Blüte, die sich schon in der Knospe selbstbestäubt hatte, mit *biennis*-Pollen belegt wurde, erschien neben 111 *parviflora* eine einzige *rubata*-Rosette (R. 1938, Nr. 1091). Wenn *augens* 5·6 besitzt, sollte die *auctirubata* Stumpfkelche abspalten. Konfiguration nicht bekannt (Verwechslung).

Der Bastard rubisubcurva. Aus dem Hafen von Mannheim brachte Herr Dr. H.-H. Heine, München, u. a. Früchte einer *Oenothera*, die sich als *rubens · subcurvans* erwies. Da *Oe. parviflora* dort vorkommt, wird diese Art wohl der Vater sein; *Oe. silesiaca* käme sonst auch in Betracht (vgl. unten). Mit *biennis*-Plastiden ist *rubisubcurva* nicht lebensfähig, vermutlich ist sie also aus der Kreuzung *Oe. (parviflora × biennis) auctirubata × parviflora* hervorgegangen. In den Eizellen ist nur *rubens* aktiv, im Pollen sind es beide Komplexe, und die *rubens*-Pollenschläuche sind den *subcurvans*-Schläuchen überlegen. Die Form bildet deshalb sehr viele taube Samen und wird in der Konkurrenz wenig taugen. Zu der Stellung einer neuen Art wird sie es kaum bringen.

Die Konstitution ist erschlossen aus folgenden Verbindungen: rubisubcurva × suaveolens Stand.: 19 rubiflava grün, teilweise gelbscheckig. 53/265. — rubisubcurva × suaveolens Fünfkirchen: 20 rubiflava, eine davon auf den Kotyledonen

gescheckt. 53/266. — purpurata × rubisubcurva: 13 purpurirubata grün, 8 purpurisubcurva grün, nickend. 53/269. — suaveolens Stand. × rubisubcurva: 6 albirubata grün, wie biennis; 21 flavirubata gelbgrün, teilweise grünscheckig; 10 weiße flavisubcurva, davon 2 grünscheckig, zur Blüte kommend; albisubcurva fehlte zufällig. 53/267.

Konfigurationen. Rubisubcurva 14; flavisubcurva 6, 4, 4.

In Schlesien wächst eine mir nur von dort bekannte Art, *Oe. silesiaca* (vgl. R. 1943; Baerecke), z. T. in der Nähe von *Oe. parviflora*. Da die Pollenkomplexe identisch sind, schlägt der Bastard jeweils nach der Mutter, nur die Blütengröße ist intermediär. An *Oe. (silesiaca* × *parviflora) subpingens* · ^{pa}*subcurvans* ist die erwartete Konfiguration, der 14er-Ring, festgestellt.

2. Oe. ammophila Focke

Aus demselben Samenmaterial von Colmar, das die *Oe. parviflora* geliefert hatte, ging auch, und zwar in größerer Zahl, typische *Oe. ammophila* (= *rigens* · *percurvans*) hervor, sehr stark nickend, mit 15:15 mm großen Kronblättern. Die meiotische Konfiguration ist die für die Art öfter ermittelte, 12 + 2. Während *Oe. parviflora* aus dem Rheintal seit lange bekannt ist, dürfte *Oe. ammophila*, die „*muricata*" der Elbe und der friesischen Inseln, erst neuerdings im Elsaß zugewandert sein. Da die beiden Arten sich nun begegnen, sind am Standort auch die Bastarde zu erwarten. Frl. Baerecke hat *augens* · *percurvans* kurz beschrieben (S. 78, 89), und ebenso die (aus *Oe. silesiaca* gewonnene) Verbindung *rigens* · *subcurvans*, über die schon Rudloff berichtet. Die *rigisubcurva* bildet in der Meiose einen 14er-Ring und ist konstant (Rudloff), die *auctipercurva* hat nach Baerecke 6, 4, 2, 2 und muß stark spalten.

Bei Colmar können auch die Mischlinge zwischen *Oe. ammophila* und *Oe. syrticola* (*rigens* · *curvans*, vgl. unten) zustande kommen. Der Bastard gleicht, weil die beiden Arten denselben Eizellenkomplex besitzen, jeweils dem Vater, wie schon Hoeppener u. Renner (1928, S. 4) mitteilen, die Kreuzung . trägt also nichts zur Steigerung der Variabilität in der Population bei. Den metaklinen Bastard *Oe. curvans* · *percurvans* habe ich einmal aus *Oe. rubicurva* × *ammophila* hergestellt (weil *rubicurva* mehr *curvans*-Embryosäcke bildet als *syrticola*; neben 63 R-*rubata* nur 2 r-*curva*, 29/56), schwach und dünnstenglig wie alle diplarrhenen Mischlinge, sehr stark nickend, ähnlich der *(rubiflexa* × *ammophila) flexipercurva* (R. 1940a, S. 154, Fig. 3). In einer Wildpopulation kann der eben noch lebensfähige Typus nichts bedeuten.

Später habe ich die beiden reziproken Verbindungen wieder hergestellt, um eigens auf den Erbgang der dunkelroten, oft warzenförmigen Flecken zu achten, die im Spätsommer an den Stengeln, Fruchtknoten und Kelchen der *Oe. ammophila* auftreten und die schon

Klebahn (1925, S. 28) aufgefallen sind (bei Renner u. Hoeppener 1928, S. 2; Renner 1942a, S. 126)[1]. In der Kreuzung *Oe. syrticola* × *ammophila* sind die roten Warzen ebenso ausgeprägt wie bei der Vaterart (52/74, 80 *rigipercurva*, mit 12, 2 in der Diakinese; keine *curvipercurva*). In der Gegenkreuzung *Oe. ammophila* × *syrticola* fehlen die Warzen (51/167, 16 Pfl. wie *syrticola*; *percurvicura* ist nicht zu erwarten, weil *percurvans* noch nie in den Eizellen aktiv angetroffen worden ist; F_2 52/75, 38 *rigicurva*, mit 14er-Ring). Diese Befunde bestätigen die frühere Erfahrung von Hoeppener u. Renner, daß die Stengelflecken durch den Pollen, nicht durch die Eizellen vererbt werden (aber vgl. unten bei *germanica*).

Fräulein W. Stötzer hat die Entstehung der roten Flecke und den anatomischen Bau der Warzen untersucht (1949). Das Parenchym vermehrt lokal, oft in der Nähe der kleinen haartragenden roten Polster, welche die Tupfung des Stengels hervorrufen, seine Masse, bei reichlicher Anthocyanbildung, unter der Epidermis so sehr, daß diese platzt. Die äußeren Schichten des Warzengewebes werden oft ebenfalls zerrissen und vertrocknen, so daß die größten, bis über 2 mm langen Warzen mit Schorf bedeckte Wunden darstellen können. Es ist verwunderlich, daß ein so ausgesprochen pathologischer Charakter sich als ständiges Attribut bei einer Wildform erhalten kann. Unter Pilzinfektion haben die Oenotheren allerdings, soviel mir bekannt — abgesehen von den Verheerungen, die der Vermehrungspilz in den Keimschalen anrichten kann —, überhaupt nicht zu leiden.

Oe. ammophila subsp. germanica (Boedijin als Art) Renner.

Boedijn, der *Oe. ammophila* Focke nicht kannte, beschrieb unter dem Namen *Oe. germanica* eine von Erwin Baur bei Berlin adventiv angetroffene Form, die ich an Material seiner Zucht mit der Helgoländer Sippe vergleichen konnte (Hoeppener u. R.). Die einzigen Unterschiede, auf die ich damals aufmerksam wurde, bestehen in der Nervenfarbe — farblos bei *am.*, hellrot bei *germ.* — und in der Färbung des Kelchs, der bei „typischer" *ammophila* — um ehrlich zu sein: welche Form Focke vor sich hatte, wissen wir nicht — erst grün, spät im Jahr bei kühlem Wetter hell ziegelrot, bei *germanica* heller oder tiefer rotbraun ist; auch das Hypanthium läuft bei *germanica* rot an. Zwischen Luckenwalde und Jüterbog habe ich die beiden Kelchtypen nebeneinander gefunden; in meinen Protokollen sind die dunkelkelchigen Formen als *germanica* bezeichnet. Die Kelchfärbung gehört dem *rigens* an, wie z. B. an *Oe. (germanica* × *biennis) rigirubata* zu sehen (1937, Nr. 771); auch bei spontaner *rigirubata* war ich nie im Zweifel, welche der beiden

[1] Clapham, Tutin und Warburg weisen in einer guten Beschreibung der *Oe. ammophila* auch auf diese roten Warzen hin. Danach ist kein Zweifel, daß die Art in England vorkommt, auf „dunes and waste places near the sea" (S. 611).

Unterarten Vater war (R. 1938, S. 104). Auf die Warzen am Stengel habe ich lange Zeit nicht geachtet.

Nach Stomps (1948, S. 138) fehlen der *Oe. germanica* Boed. die Flecke am Stengel, die er weinrot nennt, und, was sehr merkwürdig ist, der Warzencharakter der *ammophila* wird bei seinem Material durch Eizellen wie Pollen vererbt und verhält sich gegenüber der Warzenlosigkeit der *germanica* als rezessiv, mit klarer unifaktorieller Spaltung in F_2.

(am × ger) F_1 selbst:	21 ungefleckt,	9 gefleckt	
(ger × am) F_1 selbst:	47 ungefleckt,	12 gefleckt	
Summe	68 ungefleckt,	21 gefleckt	= 3,24 : 1
(am × ger) F_1 × am:	16 ungefleckt,	14 gefleckt	~ 1 : 1

Danach müßte der Flecken- oder Warzencharakter *ver* in dem den beiden Komplexen *rigens* und *percurvans* gemeinsamen Chromosom 11 · 13 liegen, und *Oe. ammophila* wäre in *ver* homozygot (schon ausgesprochen 1950, S. 137). Mit meinen eigenen Erfahrungen verträgt sich dieser Befund, falls die *Oe. ammophila* von Stomps und die meinige sich nicht unterscheiden, nur dann, wenn wir annehmen, die Fleckung verhalte sich rezessiv, wenn der sie vererbende *rigens*-Komplex mit *curvans*, *flavens*, ^{h}*Hookeri*, *rubens*, *velans* (auch mit *percurvans* von *germanica*) verbunden wird, dagegen dominant, wenn das Warzen-Gen durch *percurvans* eingeführt wird (doch nicht, falls *rigens* von *germanica* der Partner ist!). Die Frage verdient aus mehr als einem Grund verfolgt zu werden[1].

Stomps hat *Oe. germanica* auch mit *Oe. syrticola* — er nennt sie *muricata* — gekreuzt und findet die reziproken Mischlinge in der Tracht nach dem Vater, in der Kelchfärbung nach der Mutter schlagend; was zu erwarten war. Die Verbindung ^{ge}*rigens* · *curvans* würde in einer Population ein Novum darstellen, ebenso ^{su}*rigens* . *percurvans*; anders als die reziproken Verbindungen der *syrticola* mit typischer *ammophila*.

Die Bastarde zwischen *Oe. ammophila* (einschließlich *germanica*) und *Oe. biennis*, aufrechte *rigirubata* und nickende *albipercurva*, kommen im Freien nicht selten vor und sind leicht zu erkennen (vgl. besonders R. 1937, S. 195ff.). *Albipercurva*, von der gleich die Rede sein wird, hat Dauerwert, aber auch *rigirubata* kann in der Population eine nicht unwichtige Rolle spielen insofern, als sie bei Rückkreuzung mit *Oe. ammophila* (oder mit *albipercurva*) verschiedenen Varietäten der *Oe. ammophila* den Ursprung geben kann (R. 1937, S. 205), von denen die rotnervige am auffälligsten ist. Sogar der kräftige konstante Bastard *rubipercurva* kann aus *rigirubata* × *ammophila* entstehen (vgl. unten).

[1] Die Stämme von Stomps sind, wie sein gesamtes Oenotherenmaterial, nach dem Krieg leider verlorengegangen.

3. Oe. (biennis × ammophila) albipercurva

Der sehr kräftige, am Stengel und an den Kelchen derb rot getupfte, auch oft rote Flecke aufweisende Mischling ist in einer besonders großblütigen Form in Rußland bei Gomel, von wo *Oe. ammophila* nicht bekannt ist, gesammelt worden (R. 1950, S. 133). Der Stamm wurde seit 1944 siebenmal gezogen, als eine fast luxurierende, sehr reich blühende, durch große samenreiche Früchte ausgezeichnete Sippe, die, wie es scheint, ganz das Zeug dazu hat, als synthetische Art ihren Weg zu machen; die meiotische Konfiguration ist wie sonst 12, 2. Ihr *albicans*-Komplex besitzt noch das *sulfurea*-Gen, denn 1952 trat ein Individuum auf, das durch schwefelgelbe Blüten und ungetupfte Stengel auffiel, also in seinem *percurvans S* und gleichzeitig *P* verloren hatte. Auch früher wurde schon einmal in der Nachkommenschaft eines Spontanbastards eine *p s-albipercurva* gefunden (R. 1943a, Nr. 1641). Das Gegenstück zu *p s-percurvans*, *PS-albicans*, wurde in einer aus *Oe. biennis sulfurea* × *ammophila* gewonnenen *albipercurva* angetroffen bei Rückkreuzung mit *s-biennis* ♂, und zwar in 2 Individuen neben 47 normalen (44/81). Diese *PS-biennis* hatte noch die Konfiguration 8+6, und ebenso zeigte die Verbindung *PS-albicans · flectens* aus *atrovirens* als Vater (21 Stück, kein Crossover; 46/124), die gewöhnliche Bindungsweise der *albiflexa*, 6, 4×2. Es handelte sich also wohl um ein echtes Crossing-over, nicht um eine Translokation. Die zu 44/81 reziproke Kreuzung *s-biennis* × *albipercurva* lieferte keinen Crossover (unter 70 Pflanzen; 44/82). Die Kreuzung *PS-biennis* × *s-suaveolens* dagegen brachte neben *62 PS-* eine *p s-albiflava* als Rück-Crossover (46/123). — *PS-albiflava* und *P S-albiflexa* sind am Kelch mit roten Tupfen geschmückt.

Oe. albipercurva impunctata. Von der bei Luckenwalde öfter gefundenen ungetupften, aber gelbblütigen *albipercurva* (R. 1937, S. 147) ist ein Stamm von 1940 bis 1949 alle 3 Jahre, dann von 1950 bis 1955 jedes Jahr gezogen worden, als ein ebenfalls sehr kräftiger, sehr fruchtbarer Typus, der neben der typischen *albipercurva*, wenn diese als Art anerkannt wird, das Gewicht einer Subspecies hat. Die Genese dieser Genkombination *s-albicans · pS-percurvans* ist noch immer dunkel (vgl. R.), weil durch einfaches Crossing-over nur *ps-percurvans* entstehen kann.

Weil am Standort die Kreuzung *Oe. ammophila* × *p-albipercurva* möglich sein mußte, habe ich die Verbindung hergestellt und die Tupfen am Stengel etwas spärlicher als bei typischer *ammophila* gefunden, dazu gar keine roten Warzen (R. 1938, Nr. 1068). Am Standort bei Woltersdorf habe ich dann nach diesem Typus gesucht und 3 Pflanzen gefunden, deren Nachkommen die Richtigkeit der Bestimmung als *Pp-ammophila* erwiesen (R. 1943, Nr. 1645—1647). Bei Selbstbestäubung ist die Form konstant (Nr. 1648; eine F_3-Generation, 43/46, verhielt sich nicht anders). In einer Population, die *Oe. ammophila* und *p-albipercurva* enthält, wird die *Pp-ammophila* als schwach verschiedene Varietät der Art vorhanden sein. Was geschieht, wenn sie sich mit den Eltern zurückkreuzt, versteht sich von selber.

4. Oe. rubipercurva

Oe. (ammophila×biennis) rigirubata wird, wenn gewöhnliche *Oe. biennis* Vater ist, nur ausnahmsweise *rubens*-Eizellen bilden, wohl aber wenn eine *biennis* von ähnlicher Konstitution wie die *SS*-Sippe von München, oder auch die *Oe. rubricaulis* von Thorn (vgl. Baerecke), den Pollen geliefert hat. In der Absaat einer spontanen *rigirubata*, deren Mutter, wie die dunkle Farbe des Kelchs erkennen ließ, *Oe. germanica* war und in deren Nähe viel *germanica* bzw. *ammophila* stand, traten neben *rigirubata* (aus Selbstbestäubung) infolge spontaner Rückkreuzung mit *germanica* oder *ammophila* auch zahlreiche *germanica* und einige *rubipercurva* auf, teils *R* teils *r* (R. 1937, S. 203). Von der weißnervigen Form wurden nur 2 Folgegenerationen aufgezogen, von der rotnervigen 5, beide als kräftige, stark nickende Formen, in der Entwicklung etwas früher als *ammophila*, mit breiteren Blättern, weniger behaart, gut fruchtbar, ganz konstant, mit 14er-Ring. Analysiert wurde nur die weißnervige, und es ergab sich, wie schon mitgeteilt, daß im Pollen nur *percurvans* aktiv ist, in den Eizellen nur *rubens*; demzufolge war die Keimung nach Selbstbestäubung besonders gut. Die Konstitution entspricht also ganz der der unten zu behandelnden *r-rubicurva (r-Issleri)*. Bis in die neueste Zeit wurde die rotnervige Sippe erhalten, und die Analyse wird zeigen, ob hier, wie in der *R-Issleri*, im Pollen auch *rubens* aktiv ist, was zu schlechterer Fruchtbarkeit führen müßte. Am Standort bin ich auf die *rubipercurva*, die ich sicher erkannt hätte, weil ich sie schon früher hergestellt hatte, nicht gestoßen.

Daß *rubipercurva* sogar auf geradem Weg, aus der Kreuzung *biennis*× *ammophila*, in lebensfähiger Form entstehen kann, wenn eine *rubens*-Eizelle befruchtet wird und eine genügende Menge von *ammophila*-Plastiden eingeimpft erhält, ergibt eine Beobachtung an der Kreuzung *biennis* München × *r-rubipercurva*. Hier entstanden neben grüner *albipercurva* und farbloser *rubipercurva* auch einige weiß- und grüngescheckte *rubipercurva*, von denen 2 zu starken, grünen, reich blühenden Pflanzen heranwuchsen. Im Freien hat ein albomaculater Sämling, mit zunächst mehr weißen als grünen Anteilen, sicher sehr wenig Aussicht auf Erhaltung, aber eine von unten bis oben albotunicate Pflanze *(p-albipercurva)*, die ihre Buntheit vermutlich einer Plastidenmutation verdankte, ist mir doch einmal begegnet.

5. Oe. syrticola Bartlett

Neue Standorte der von de Vries als *Oe. muricata* L. bearbeiteten Art sind mir nicht bekanntgeworden. Die drei von Issler bei Colmar gesammelten Sippen: a) var. *typica*, identisch mit den Formen aus Holland, von Ulm, von Wien, b) var. *striata* (Renner 1951, S. 131) mit rotstreifigem Kelch und rot angelaufenem Hypanthium, c) var.

major mit größeren Blüten, habe ich nur so lange in Kultur gehalten, bis sicher war, daß sie samenfest sind. Die Kelchfärbung der var. *striata* gehört dem *rigens*-Komplex an; denn die Kreuzung mit *s-suaveolens* als Vater gab eine *rigiflava* mit stark rotstreifigem Kelch und rotem Hypanthium (46/53, 19 gelbblühende), und die Kreuzung mit *Oe. biennis* als Mutter lieferte typische, grünkelchige *albicurva* (46/52, 14 Stück).

Beide Varietäten waren von Issler in mehreren Proben auf Brachäckern zwischen Oberhergheim und Rothäuble gesammelt, augenscheinlich durcheinander wachsend (aufgezogen 35 teils typisch teils *striata* 44/251; 30 ebenso 44/255; 30 nur *striata* 44/257). — 2. Generation der *typica*: 16 *typica* (46/50); 2. und 3. Gener. der *striata:* 17 und 12 *striata* (46/51, 49/42). Wenn die beiden Varietäten sich kreuzen, fällt das Produkt muttergleich aus. — Die var. *major*, mit 18—19 mm langen, 20 mm breiten Kronblättern, war in der Kiesgrube Niederwald bei Küstenhart gefunden; 48 Pflanzen der Absaat waren ganz gleich (44/252), und auch eine 2. und 3. Generation (20 Pfl., 46/54; 12 Pfl., 49/43) waren einförmig. Sie wird die große Blüte wohl einer Bastardierung verdanken.

Die Chromosomenkonfiguration war bei *typica* und *major* die gewöhnliche, ein Ring von 14. Die var. *striata* dagegen hat 12, 2, und als durch Translokation in der Struktur verändert ist *curvans* erkannt. Denn die aus ihr gewonnene *(bien.* × *syrt.) albicurva* besitzt 4, 4, 3×2, statt 6, 4, 2, 2, aber *rigens · s-flavens* 4, 4, 4, 2.

Die Bastarde *Oe. (syrticola* × *biennis) rigirubata* (mit dem analogen Abkömmling der *Oe. ammophila* identisch) und *Oe. (biennis* × *syrticola) albicurva* sind durch DE VRIES klassisch geworden. In der Natur sind sie mir noch nicht begegnet. Die *albicurva* ist schwach und spaltet, ist also sicher nicht fähig, sich als dauernder Bestandteil einer Population fortzupflanzen. Auch *rigirubata* hat als solche wenig Erhaltungsaussicht, ist aber sehr wahrscheinlich wichtig geworden als Mutter der lebenskräftigen Kombination *rubicurva*, die ich als synthetische Art *Oe. Issleri* genannt habe (vgl. unten).

Mit dem Vorkommen der Mischlinge zwischen *Oe. syrticola* und *Oe. parviflora* ist bei Colmar zu rechnen. Die Verbindung *rigens · subcurvans* muß der analogen Kombination aus *Oe. ammophila* gleichen; RUDLOFF hat sie hergestellt, beschreibt sie (S. 502—503) und nennt sie „von *Oe. syrticola* schwer zu unterscheiden", was aber nicht sagt, daß man sie neben den Eltern nicht erkennen könnte. Auch den reziproken Bastard *augens · curvans* beschreibt RUDLOFF an derselben Stelle und er sagt dazu: „ist von *parviflora* nur in der Laubfarbe und in der Blütengröße zu unterscheiden".

Von der Kreuzung mit *Oe. ammophila* war schon die Rede.

6. Oe. Issleri Renner = rubens · curvans

Was Prof. ISSLER als „grüne *muricata*", zur Unterscheidung von der „grauen *muricata*" = *syrticola* in Rosetten und Samen von Colmar

schickte, war teils weiß- teils rotnervige *rubicurva* (R. 1950, S. 134). Beide nicken sehr stark (Abb. 1), haben breitere, viel weniger behaarte Blätter als *syrticola*, meist beträchtlich größere Blüten, und Stengel und Fruchtknoten sind ungetupft. In dem Bestimmungsschlüssel, den ich (1942b, S. 449f.) mitgeteilt habe, wäre die *Oe. Issleri* zwischen *Oe. syrticola* und *Oe. parviflora* einzuschieben, und zwar in der Gruppe II. B., aus deren allgemeinen Kennzeichen die Merkmale „Stengel unten dunkelrot" und „Blätter rotnervig" zu streichen wären.

Abb. 1. Oe. Issleri rotnervig, Absaat von Colmar. 23. 8. 43. — Der senkrechte Strich gibt in allen Bildern eine Strecke von 10 cm an

Das Material, das Herr Issler mir mitteilte, war folgendes: Im Januar 1943 10 weißnervige Rosetten, und von mehreren Pflanzen gesammelte Samen, aus denen *Issleri R* und *r* sowie *biennis* aufwuchsen (100 Pfl. aufgezogen, 43/149); diese Sendung ohne Standortsangabe. Dann im Herbst 1943 von einzelnen Pflanzen abgenommene Samen: 2 Proben vom Bahnkörper zwischen Colmar-Süd und Heiligkreuz lieferten weißnervige (30 Pfl., 44/253; 41 Pfl., 44/254), 3 weitere Proben Straße Oberhergheim—Hirzfelden, Ackerrand Rothäuble—Hirzfelden, und Acker am Feldweg Rothäuble—Hirzfelden, brachten rotnervige *Issleri* (40 Pfl., 44/256; 30 Pfl., 44/260; 4 Pfl., 44/258).

Bis heute sind in Kultur ein weißnerviger Stamm aus einer der Rosetten und ein rotnerviger von Hirzfelden, beide kräftig, stark nickend, gut fruchtbar; Abweicher wurden in 8 Familien von je 20 Pflanzen nicht beobachtet. Die meisten Herkünfte, weiß- wie rotnervig, haben mit *syrticola* verglichen ansehnliche Blüten, mit etwa 19 mm langen und 21 mm breiten Kronblättern. Die weißnervige Form aus dem Samengemisch (43/149) dagegen war sehr kleinblütig (Kronbl. 14: 14 mm, ungefähr wie bei *syrticola*), dazu feinhaarig, was auf den Besitz von *sp* (aus *rubens*) hindeutet; sie ist nicht weiter verfolgt worden. — Samen einer rotnervigen *Issleri*, die Herr Issler von „Brachen östlich Oberenzen" 1948 schickte, keimten nicht.

Für zwei rotnervige Stämme, den aus dem Samengemisch und einen von Hirzfelden, ist ermittelt, daß sie in den Eizellen nur *rubens* führen. Denn mit dem Pollen der *s-suaveolens* entstand bei dem zweiten nur gelbblühende *rubiflava* (22 Stück, davon 12 gelbscheckig; 46/128), keine

curviflava; der erste brachte bei Bestäubung mit *biennis*-Pollen nur taube Samen = *rubens* · *rubens* (44/65). Im Pollen der ersten Sippe — die zweite wurde nicht geprüft — sind *rubens* und *curvans* aktiv; denn die Kreuzung mit *Oe. biennis* von Colmar als Mutter brachte mehr *biennis*, und zwar *sulfurea*, als *albicurva* (44/64), die mit *Oe. Lamarckiana* lieferte 13 *velorubata* und 5 *velocurva* (44/66). Mindestens in diesen Kreuzungen sind die *rubens*- vor den *curvans*-Pollenschläuchen im Vorteil, und wenn es bei Selbstbestäubung der *R-Issleri* ebenso zugeht, müssen mehr taube als gute Samen entstehen. Daß diese Sippe in ihrem *rubens* das *sulfurea*-Gen besitzt, ist nur Zufall.

Die auf eine der Rosetten zurückgehende weißnervige *Oe. Issleri* hat in den Eizellen ebenfalls nur *rubens* — in der *r*-Form —, denn die Bestäubung mit *biennis*-Pollen ergab nur taube Samen (44/68). Im Pollen ist nur *curvans* aktiv, denn bei Kreuzung mit *biennis* als Mutter entstand nur *albicurva* (61 Stück; 44/62), keine *albicans* · *rubens*, und mit *Oe. Hookeri* nur gelbe, bald sterbende *hookericurva* (42 Stück; 44/69), keine grüne *hookerirubata*.

Über Abänderung des chromosomalen Verhaltens ist nichts bekanntgeworden. Sowohl *R*- wie *r-Issleri* haben den 14er-Ring, die beiden *albicurvae* aus *R*- wie aus *r-Issleri* zeigen die gewöhnliche Konfiguration 6, 4, 2, 2, *velans.R-rubens* besitzt 12, 2, und ebenso *R-rubiflava* (daß *s-flavens* von Friedrichshagen verwendet war, ändert nichts an der Bildung des großen Rings).

Von den früher (R. 1950, S. 134) angedeuteten Möglichkeiten hat die größte Wahrscheinlichkeit die Entstehung der *Issleri*-Typen aus der Kreuzung *Oe. (syrticola* × *biennis) rigirubata* × *syrticola*. Der Pollenkomplex *rubens* wird sich in den Embryosäcken der *rigirubata* schwerlich in unveränderter Form durchsetzen können, dagegen wohl, wenn er das eine oder andere Chromosom von *rigens* sich einverleibt, wozu das Vorkommen von 4 freien Paaren neben einem 6er-Ring wohl Gelegenheit gibt. Bekannt sind von den gepaarten Chromosomen als Träger bestimmter Faktoren nur 1·2, in *rigens* mit *r*, in *rubens* mit *R*, und 5·6, in *rigens* mit *Sp* (spitze Blätter und Kelche), in *rubens* mit *sp* (stumpfe Blätter und Kelche, feine Behaarung). Von dem Inhalt der Chromosomen 7·12 und 8·14 wissen wir noch nichts. Das Chromosom 3 *P* 4, das den habituell besonders wichtigen Tupfenfaktor in sich trägt, liegt im 6er-Ring. Es mag nun wohl eine Kombination von *rubens* geben, die den Komplex eizellenaktiv macht, ohne ihm die Pollenaktivität zu rauben; ein solches *rubens* besitzt die rotnervige *Issleri*. Übernahme von *r* aus *rigens* dagegen kann das *rubens* polleninaktiv machen. Das ist mit Sicherheit beobachtet bei *rigirubata* aus *Oe. ammophila* und *germanica*. Eine *Oe. (germanica* × *biennis) rigirubata* brachte bei Selbstbestäubung nur rotnervige F_2 (40 Stück; 1938, Nr. 1072); auch aus den Samen von 5 Spontanbastarden erwuchsen

36 + 50 + 55 + 44 + 48 Rotnerven, kein Weißnerv (1938, S. 104), doch ist der Befund nicht absolut schlüssig, weil neben Selbstbestäubung Belegung mit Pollen von *Oe. biennis* stattgefunden haben kann. Primäre *rigirubata* aus *syrticola* × *biennis* habe ich zufällig nicht studiert. Weil ich zuerst nur die rotnervige *syrticola* von Venedig besaß, konnte ich *rigirubata* nicht auf geradem Weg herstellen, aber z. B. durch die Kreuzungsfolge *Oe. (R-syrticola* × *r-Lamarckiana) R r-rigivelutina* × *R-biennis*. Diese *r R-rigirubata* verdankte ihr 1 *r* 2-Chromosom der *Lamarckiana*, deswegen war *r-rubens* in ihrem Pollen aktiv, und ich konnte aus ihr eine *r-biennis* herstellen, die ich lange Zeit verwendet habe (vgl. R. 1925, S. 56, Nr. 212). Volle Klarheit läßt sich gewinnen, wenn *syrticola* und *biennis* von Colmar gekreuzt werden.

Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Issler (vom Oktober 1943: in 12 Jahren kann sich an *Oenothera*-Beständen viel ändern) sind *Oe. syrticola* und *Oe. Issleri* „im Oberen Elsaß längs der Verkehrswege, besonders aber auf Brachäckern der Niederterrasse, die sich durch kiesige Beschaffenheit und Trockenheit auszeichnen, sehr häufig, entweder getrennt in hektargroßen Beständen oder gemischt vorkommend". Und ein Jahr später ergänzte der Beobachter: „Trotzdem sie stellenweise massenhaft neben- und durcheinander wachsen, habe ich bis jetzt Zwischenformen nicht finden können." Die Kreuzung *Issleri* × *syrticola* wird tatsächlich nur die Mutterform bringen, ebenso *syrticola* × *Issleri* weißnervig. Dagegen kann *syrticola* × *Issleri rotnervig* neben *syrticola* auch *rigirubata* ergeben: durch Kreuzung zweier *Cernuae* entsteht eine *Stricta*! — Was geschieht, wenn *Oe. Issleri* sich mit *Oe. biennis, ammophila, parviflora* vermischt, ist leicht auszurechnen.

Nach Rouy u. Camus hat *Oe. muricata*, die sie als „*sous-espèce* II" von *Oe. biennis* aufführen — „sous-espèce I" ist *Oe. suaveolens* — „tige rougeâtre, ordinairement munie de tubercules pilifères". Man könnte bei diesem „ordinairement" daran denken, daß die Autoren die ungetupfte *Oe. Issleri* gekannt haben. Aber da sie *Oe. parviflora* nicht unterscheiden, meinen sie vermutlich diese, die erst bei Fournier als Unterart von *Oe. muricata*, neben der an zweiter Stelle aufgeführten Unterart *Oe. eu-muricata*, auftritt.

7. Oe. rubricuspis Renner

Außer von Frankfurt ist die aparte, im Habitus etwa zwischen *Oe. silesiaca* und *ammophila* stehende, sehr stark nickende Art (Abb. 2) nicht bekannt geworden (vgl. R. 1950, S. 131f.). Sie wird seit 1943 kultiviert, Abweicher sind nicht beobachtet. Der Eizellenkomplex, ähnlich *pingens* der *atrovirens* und *subpingens* der *silesiaca*, soll *paenepingens* heißen, der Pollenkomplex ist *praecurvans* genannt worden (R. a. a. O.). Aus Samen vom Standort sind die beiden reziproken

Bastarde mit *Oe. biennis* aufgegangen, die *paenepingens · rubens* teilweise gelbscheckig wie *pictirubata*. Die hohe *albipraecurva* (Abb. 3) könnte eine ähnliche Rolle spielen wie die *albipercurva*, worauf am Standort zu achten wäre.

Kreuzungen. *rubricuspis* × *ammophila:* 28 *paenepingens · percurvans*, stark, ähnlich der Mutter, Stengel unten dunkelrot, oben grün, spärlich grob getupft,

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 2. Oe. rubricuspis, aus Rosette von Frankfurt. 23. 8. 43
Abb. 3. Oe. (biennis × rubricuspis) albipraecurva, 2. Generation des Wildbastards. 18. 8. 44

schief. 44/42. — *rubricuspis* × *Lamarckiana* (von Dr. Fischer 1942 hergestellt): 23 *velutina*, 5 *laeta*, beide hoch und schlank, rotstenglig. 43/146. — *ammophila* × *rubricuspis:* 12 *rigens · praecurvans*, Laub rotrandig, Stengel graulichgrün, getupft, stark nickend. 44/43. — *biennis* München × *rubricuspis*: 15 *albipraecurva*, Laub marginat, Stengel sehr stark nickend, ungetupft, Kelch rot getupft. 44/44. — *Hookeri* × *rubricuspis:* 26 gelbe bald sterbend, kein Grünscheck. 44/120. — *paenepictivelutina* selbst: 34 wie die Mutter, sehr schön und stattlich, Kelch teils wie bei F_1, *pP*, teils dunkelrot, *PP*.

Konfigurationen. rubricuspis = paenepingens · praecurvans 14. — paenepingens · percurvans 14; paenepingens · velans 12, 2 anders als picta und subpicta, die beide 6, 4×2 haben); eines der Paare enthält, wie die Spaltung p/P zeigt, 3 · 4); albicans · praecurvans 12, 2.

8. Oe. suaveolens Desf.

Als Typus der *Oe. suaveolens* möchte ich die Sippe bezeichnen, die DE VRIES bei Paris gesammelt hat und die ich seit 1914 kultiviere. Ihre *flavens*-Homozygoten treten als knopfförmige Embryonen in tauben Samen auf, und lebensfähige *lutescens* (= *flavens* · *flavens*) entsteht selten infolge von Crossing-over. Mehrere Herkünfte aus Ungarn und eine vielleicht auch aus Ungarn stammende Sippe, die ich bei Friedrichshagen (östlich von Berlin) gesammelt habe,

Abb. 4. Oe. suaveolens am Bahnhof Hirschgarten bei Friedrichshagen

Abb. 5. Oe. suaveolens von Friedrichshagen, Absaat. 17. 8. 38

unterscheiden sich dadurch, daß die regelmäßig abgespaltene *lutescens* im Garten lebt, wenn sie auch sehr schwach ist; die genaue cytogenetische Analyse dieser Formen hat W. STUBBE gegeben, desgleichen die einer Rasse von Grado im Venetianischen. — Wie groß der Unterschied zwischen dem auf trocknem Kiesboden kümmernden Wildgewächs und der gut ernährten Gartenpflanze sein kann, zeigt der Vergleich der Abb. 4 und 5.

In Frankreich ist *Oe. suaveolens* (nach DE VRIES, ROUY et CAMUS, FOURNIER) weit verbreitet. In dem *hungarica*-Bastard von Cosne (vgl. oben) ist mir ein *flavens* in die Hände gefallen, das homozygotisch lebensfähig ist, wie das der ungarischen Rassen; weil in der *laxiflava* das 5 · 6-Chromosom in einem 8er-Ring liegt, kann *flavens* das beim

Typus letale Chromosom nicht abstoßen. Man müßte jetzt prüfen, welches Verhalten der *suaveolens* in Frankreich das gewöhnlichere ist, das des Pariser Typus oder das der Sippe von Cosne.

Wie es scheint, wird von den Floristen mitunter *Oe. Lamarckiana*, die sich durch viel größere Blüten und vor allem durch getupfte Stengel und braunrotstreifige Kelche von der ganz grünen *suaveolens* tief unterscheidet, *Oe. suaveolens* genannt. Von Colmar, vom Ufer der Fecht, schickte Prof. Issler Samen einer als *Oe. suaveolens* bezeichneten Art, die sich in der Absaat als typische *Lamarckiana* erwies. Auch die Flora Hungarica von JÁVORKA sieht in der *Lamarckiana*-ähnlichen *Oe. erythrosepala* Borb. (vgl. unten) eine Varietät von *Oe. suaveolens*, und Herr Prof. Soó schreibt mir dazu: „Doch wohl eine Form von Oe. suaveolens id est grandiflora?". Was wir mit DE VERIES *Oe. suaveolens* nennen, wird wie es scheint in Ungarn nicht von *Oe. biennis* unterschieden (vgl. unten S. 235).

Abb. 6. Oe. chicaginensis var. parviflora. Absaat von Colmar. 26. 8. 44

9. Oe. chicaginensis de Vries var. parviflora Renner

Von Issler in einem Massenbestand bei Colmar auf Brachen an der Straße Niederhergheim-Dessenheimer Mühle angetroffen, 1943 und wieder 1948. Seit 1944 alle paar Jahre neben dem DE VRIESschen Typus aufgezogen, von diesem nur durch die kleineren und blasser gelben Blüten unterschieden, deren Petala, 21—23 mm lang, 18—20 mm breit (gegen 21:25 bis 25:28 mm), sich an den Rändern nicht berühren. Beschreibung und Stellung im Schlüssel bei R. 1950, S. 133; Abb. 6. Der Stengel ist bei beiden Formen fast nur am Grund verzweigt, dicker als bei den anderen Arten, aber so spröde, daß er vom Wind oft am Wurzelhals gebrochen wird. Konfiguration 12, 2 wie beim Typus. — Nach Mitteilung des Sammlers ist die Mühle ein bäuerlicher Betrieb, in dessen Nähe sonst keine Adventivpflanzen zu sehen waren.

10. Oe. hungarica Borb. (Oe. Bauri Boed.)

Von Cosne[1], nördlich der von Bourges nach Nevers führenden Bahnlinie, schickte mir (1943) Herr Dr. Drawert Samen einer *Oenothera*,

[1] Der Fundort: „an der Loire, Sandstreifen zwischen Fahrstraße und Loire; vereinzelte Pflanzen vom selben Typus". Also vielleicht schon eine Folgegeneration.

die ich als den Bastard *Oe. (hungarica × suaveolens) laxans · flavens* erkannte, und aus der ich durch Kreuzung mit *Oe. hungarica* ♂ die vermutete Art = *laxans · undans* ausziehen konnte. Für die Zwecke der Floristen habe ich den Wildbastard *Oe. Drawertii* genannt. Ich schrieb dazu (1950, S. 135): „*Oe. hungarica* ist bisher aus Frankreich nicht bekannt, man müßte jetzt bei Cosne nach ihr suchen."

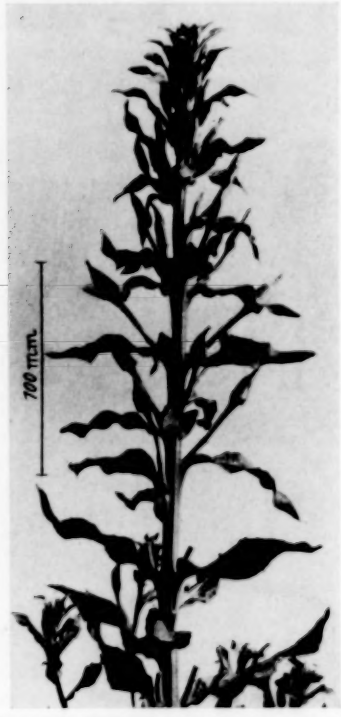


Abb. 7. Oe. hungarica, im Beginn der Blüte. Sandiges Donauufer bei Györ (dicht bei Raab), leg. Polgar. 26. 8. 44

Abb. 8. Oe. hungarica, in der Hochblüte. An der Weichsel bei Thorn, leg. Hölscher. 28. 8. 41

Nun beschrieb kürzlich Deschatres (1945) eine von Munz, dem Monographen der *Oenothera*-Verwandten, als *Oe. strigosa* (Rydb.) Mackenzie et Busch bestimmte Form, die im Tal der Loire und ihres Nebenflusses Allier seit mindestens 15 Jahren lebt und jetzt ein Gebiet von 150 km Ausdehnung einnimmt. Die Schilderung des Autors läßt keinen Zweifel, daß eine der *Oe. hungarica* (vgl. Abb. 7, 8) zum mindesten sehr ähnliche Form vorliegt; besonders charakteristisch sind das häufig kleistogame[1] Blühen und die — auch im Herbar nicht zu

[1] Stomps (1948a) hat die besonders ausgeprägt kleistogame *Oe. disjuncta* Boedijn mit anderen Arten gekreuzt und die Chasmogamie auf *disjuncta*, aber

verkennende — weißliche, angedrückte Behaarung des Fruchtknotens, dazu die Rotfärbung von Stengel und Kelch. Der Vergleich wird im kommenden Sommer möglich sein.

Die Zugehörigkeit der *Oe. hungarica* zu den *Strigosae* habe ich vermutet (R. 1950, S. 138[1]). Der Name *strigosa* ist, wiewohl vom besten Kenner der Gattung verwendet, für uns nicht verbindlich, da „*strigosa*" eine ganze Gruppe schwer abzugrenzender, weil durch Zwischenformen verbundener amerikanischer Formen in sich begreift (vgl. unten), während in Europa *Oe. hungarica* ganz für sich steht und auch von der wohl in denselben Topf *strigosa* fallenden *Oe. nova* von *Jüterbog* (*Oe. mollis*; vgl. unten) in Tracht, Behaarung, Pigmentierung sich tief unterscheidet. Auch eine von H. DE VRIES im Yellowstone Park gesammelte „*Oe. strigosa* RYDB.", die von ihm (1913), von OEHLKERS (1923), von mir (1925) und von CLELAND u. HAMMOND (1950, S. 52) analysiert wurde, ist weder mit *hungarica* noch mit *mollis* identisch.

---

nicht die Kleistogamie auf andere Arten übertragen können. Chasmogame Individuen der *disjuncta* spalteten teilweise nach 3:1. Man müßte natürlich die meiotischen Konfigurationen kennen, um das verschiedene Verhalten der einzelnen Kombinationen zu verstehen. Die Erfahrung, daß die Kleistogamie durch ein rezessives Gen verursacht wird, ist von Interesse.

[1] Studienrat Dr. ALEX. POLGÁR in Györ schrieb mir im Dezember 1943: „... Oenothera hungarica, die vom Autor (BORBÁS 1903, S. 246f.) ungenügend beschrieben und nach meiner Meinung unrichtig in den Formenkreis der Oenothera muricata eingereiht wurde. Vielleicht ist sie mit Oe. Cockerelli verwandt." In einem vorhergehenden Schreiben hatte er sich vom Botanischen Garten Jena Samen von Oe. Cockerelli, Bauri, nova von Jüterbog, parviflora erbeten, und als Gegengabe hatte er 9 ungarische Samenproben geschickt. Davon waren 5 *Oe. hungarica* (vom Donauufer bei Györ und vom Theißufer bei Szeged), 2 *biennis* (von Ujszeged und vom Theißufer bei Tapé), 2 *suaveolens* (als *biennis* bezeichnet, vom Ufer der Raab bei Györ und vom Theißufer bei Ujszeged, diese besonders großblütig); schon mitgeteilt bei RENNER 1951, S. 130, 132; die *suaveolens*-Sippen sind von W. STUBBE (1953) analysiert. Dr. POLGÁR schrieb dazu: „Oe. biennis kommt oft vereinzelt unter massenhafter Oe. hungarica vor; unzweifelhafte Hybriden habe ich aber bisher nicht beobachten können." Wir erfahren dadurch, daß die ungarischen Floristen *Oe. suaveolens* (im Sinne von DE VRIES) von *Oe. biennis* nicht unterscheiden, nicht einmal der kritische POLGÁR. — Auf meine briefliche Mitteilung an Herrn POLGÁR (Sept. 1944), daß seine Vermutung richtig und daß *Oe. hungarica* mit *Oe. Bauri* identisch sei, erhielt ich keine Antwort mehr. Wie Herr Prof. v. SOÓ mich wissen läßt, wurde „Dr. POLGÁR 1944 verschleppt und ist wohl in Auschwitz gestorben". So ist Ungarn um den besten Kenner seiner Oenotheren gebracht worden. Man sollte einen Floristen, der die genetische Literatur verfolgt und sich für die Klärung einer fraglichen Form lebende Samen verschafft, einen Polgar nennen.

Die Beschreibung von *Oe. muricata* L. bei JÁVORKA (1925, S. 748, Nr. 2464) ist ungarisch. Die Abbildung in dem Tafelwerk desselben Autors (1934, Taf. 351, Nr. 2464) stellt bestimmt keine Form der *muricata*-Gruppe dar, ähnelt aber durchaus der *Oe. hungarica*. Auch SOÓ (1952, S. 226) meint: „Die adventive *Oe. hungarica* scheint ... der *Oe. syrticola* zu entsprechen."

Auch auf „certains types semblant posséder des caractères de *strigosa*", also auf mutmaßliche Bastarde, ist der französische Autor gestoßen. Wenn er die Petala der *strigosa* 15—24 mm lang findet, sind die Individuen mit den größten Blüten wohl durch Kreuzung, vielleicht mit *Oe. suaveolens*, hindurchgegangen.

Nova von Cosne (Oe. Drawertii), Absaat von Wildsamen: eine fraglose *flavens*-verbindung, getupft, mit rotstreifigem Kelch, 25 mm großen Kronblättern, an

Abb. 9. Oe. (biennis × Bauri Boed.) albiundata. 8. 36

Abb. 10. Oe. (Bauri × biennis) laxirubata. 8. 36

P-albiflava erinnernd, einige ungetupfte schwache *lutescens*. 44/270. — *P-flava* selbst: 10 wie *(hungarica × suaveolens) laxiflava*, 3 schwache *lutescens*. 46/144. — *flava* (aus 46/144) × *hungarica*: 12 *hungarica* = *laxens · undans*, 15 *flavens · undans*; nicht alle Pflanzen typisch, weil Spaltung; *hungarica* mit 18:20 und 23:25 großen Petala. 47/24. — *biennis* (aus Rußland) × *flava* (aus 46/144): 22 *albicans · flavens*, 1 *rubiflava*. 47/79. — Konfiguration der *flaviundata* aus 47/24: 8, 3×2, also das *flavens* normal. — Konfiguration der *laxi flava von Cosne* aus 44/270: 6, 4, 4, während *(hung. × suav.) laxiflava* nach Baerecke 10, 4 hat. *Laxans* von Cosne scheint also gegen *laxans* von der Weichsel (Frl. Baerecke hat mit einer Sippe von Thorn, Abb. 8, gearbeitet) eine Translokation zu haben.

Über einen Wildbastard der *Oe. hungarica* mit *Oe. rubricaulis*, *Oe. Wienii* = *tingens · undans*, der bei Danzig schon häufig ist, habe ich berichtet (1937, Bild Fig. 5). Eine große Zahl von Kreuzungen der *Oe. hungarica* (*Oe. Bauri* Boedijn) hat BAERECKE beschrieben. Es soll hier nur auf die Bastarde mit *Oe. biennis* hingewiesen werden. *Oe. (bien.×hung.) albicans · undans* hat schmale Blätter, feine Stengeltupfen, grüne, fein pelzig behaarte Kelche. *Oe. (hung.×bien.) laxans · rubens* ist breitblättrig, der Stengel rauhhaarig und grob getupft, der Kelch schwach rotstreifig. Den Habitus geben die Abb. 9 und 10. An der *(hung.×suaveolens) laxiflava*, deren spontanes Vorkommen an der Loire sichergestellt ist, fallen die leuchtend roten Streifen der sehr schlanken Kelche in die Augen, aber im Schwarzweißbild sieht sie aus wie viele andere *flavae*. *Oe. (suaveolens×hungarica) flavens · undans* ist nach BAERECKE sehr groß, hat sehr schwach behaarten und fein getupften Stengel, schlanke grüne Kelche. Die *albiundata* aus derselben Kreuzung ähnelt natürlich der aus *biennis* sehr, höchstens daß die Blüten etwas größer sind. Da die beiden *flavae* nach der Konfiguration zu urteilen stark spalten, sind aus Selbstbestäubung wie aus Rückkreuzung mit den Eltern zahlreiche Mischtypen zu erwarten, die die genauere Identifizierung bei bloßer Inspektion unmöglich machen.

Abb. 11. Oe. (rubricaulis × hungarica) rubiundata = Hölscheri. Absaat von Leslau an der Weichsel. 28. 8. 41

11. Oe. Hölscheri Renner = rubens · undans

Eine von Herrn R. Hölscher an der Weichsel bei Leslau als *Oe. biennis* gesammelte Form (Abb. 11) wurde als *Oe. (rubricaulis × hungarica) rubens · undans* erkannt (R. 1951, S. 134). Sie hat sich seit 1941 als durchaus konstant, fast luxurierend — schon die Keimlinge im Gläschen sind groß und kräftig —, dazu sehr fruchtbar erwiesen und könnte als neue Art mit den Eltern konkurrieren. Die hergestellten Verbindungen zeigen, daß im Pollen nur *undans* vorkommt, in den Eizellen *rubens* und sehr selten *undans*.

Hölscheri × *atrovirens:* 38 *rubens · flectens*, 34 ganz farblos, 4 grün- und weißgescheckt; 1 *undans · flectens*, dünnstenglig, mit schmalen kleinen Blättern, kleinen Blüten. 43/201. — *Hölscheri* × *biennis cruciata:* viele taube Samen *rubens · rubens*, 1 *undans · rubens*, wie die Mutter, nur mit cruciaten Kronen. 42/217 und 43/200. — *Hölscheri* × *Lamarckiana:* 22 *rubens · velans*, keine *undata*. 44/46. — *Hölscheri* × *parviflora:* 26 *rubens · subcurvans*, 15 davon farblos, 11 weiß- und grün- gescheckt. 44/47. — *Hölscheri* × *hungarica:* 113 wie die Mutter. 42/216. — *biennis cruc.* × *Hölscheri:* 8 *albicans · undans*, wie aus *hungarica, keine albicans · rubens*. 42/218. — *hungarica* × *Hölscheri:* 20 *laxans · undans* = *hungarica*, typisch, keine *laxans · rubens*. 43/203.

Konfigurationen. *Hölscheri:* 12, 2. — *rubens · velans* aus 44/46: 12, 2. *undans · flectens* aus 43/201: 6, 4, 2, 2.

Abb. 12. Oe. „Renneri" von Rudloff, Absaat von Müncheberg. 18. 8. 44

Abb. 13. Oe. nova von Dnjepropetrowsk, Absaat. 18. 8. 44

12. Oe. mollis nov. spec. (Oe. nova von Jüterbog)

Die Erfahrung mit *Oe. hungarica* belehrt uns darüber, daß wir bei der Bestimmung der in Europa eingebürgerten, vermutlich gegenüber den Stammformen mehr oder weniger abgeänderten Arten von den amerikanischen Spezialisten nicht viel Hilfe erwarten dürfen: weil sie vor der Vielzahl ähnlicher Rassen resignieren müssen. Meine *Oe. nova von Jüterbog* (R. 1937, S. 194, Fig. 6) fällt für Munz und Cleland

sicher unter den Sammelbegriff *strigosa*, aber sie unterscheidet sich von *Oe. hungarica* in allen Charakteren tief, und ich stehe nicht mehr an, sie als *Oe. mollis* vorzustellen, wie schon a. a. Ort noch mit Vorbehalt geschehen. Sie ist heterogam, die Komplexe sind *simulans* (in den Eizellen) und *planans* (im Pollen) genannt (R. 1938, S. 98).

Eine ähnliche, aber im Garten kräftigere und oft kleistogame Form von Müncheberg hat mein früherer Mitarbeiter RUDLOFF unter dem Hausnamen *Oe. Renneri* genetisch analysiert[1], und ich habe sie eine Zeitlang neben der *mollis* im Garten gehalten (Abb. 12). Eine dritte, in der Schlankheit der Inflorescenz und mit der Kleistogamie der Blüten, aber nicht in der Pigmentierung gegen *hungarica* hinweisende Sippe von Dnjepropetrowsk (R. 1950, S. 132) schließt sich an (Abb. 13). Hier wird die Lage schon ähnlich wie in der Heimat der *Strigosae*, und vielleicht wird man sich damit begnügen, diese Formen als *mollis*-Gruppe zusammenzufassen. Sie in Herbarstücken auseinanderzuhalten wird schwer sein. Aber die Taxonomie der Oenotheren muß überhaupt im Garten geschrieben werden.

13. Oe. nova von Zinna (Oe. coronifera)

Über die Benennung wäre ähnliches zu sagen wie über die der *nova von Jüterbog*; auf Information von amerikanischer Seite dürfen wir nicht bauen. Was BORBÁS aus Ungarn als *Oe. erythrosepala* beschreibt, ähnelt unserer *nova von Zinna* sicher in manchen Stücken, aber er betont, sie sei gekennzeichnet „*petalis subrotundato-obovatis, non emarginatis, nec obcordatis*". Die — vermutlich nicht nach dem Leben angefertigte — Zeichnung gibt allerdings nur die seitlichen Petala vollkommen gerundet, während sie bei dem vorderen wie bei dem hinteren Kronblatt eine seichte Ausrandung andeutet; an nicht sehr sorgfältig präpariertem Herbarstücken können die Petala leicht so aussehen, und auf dieses Stück der Diagnose von BORBÁS ist also wohl nicht viel Gewicht zu legen[2].

[1] Ein kurzer Bericht wird demnächst gegeben werden. Die Analyse bestätigt die Ähnlichkeit mit *Oe. Cockerelli* und *strigosa* von DE VRIES.

[2] *Anmerkung bei der Korrektur:* Herr Prof. Dr. R. v. SOÓ in Budapest hatte die Freundlichkeit, aus dem dortigen Herbarium eine der 1899 von BORBÁS gesammelten Originalpflanzen der *Oe. erythrosepala* zu schicken. Der Stengel ist schwach und unverzweigt, wie Hungerpflanzen von *Oenothera* sind, aber (lose) Blüten und Früchte sind gut entwickelt. Die dunkelfarbenen Kelchblätter, nach denen der Autor den Namen gewählt hat, sind länger als bei *nova von Zinna*, die Zähne am Scheitel der Frucht sind kleiner, und wenigstens in *einer* Blüte überragen die Narben die Antheren, wie es auch die Zeichnung bei BORBÁS darstellt. Unsere *nova* ist also mit der ungarischen Pflanze nicht identisch, und sie soll in Zukunft *Oe. coronifera* heißen, wie ich sie früher (1937, S. 195) wegen des auffälligen „Krönchens" an der Frucht genannt habe.

Differentialdiagnose der *Oe. coronifera:* Differt ab Oe. Lamarckiana DE VRIES foliis majoribus acutioribus levius undatis, bracteis majoribus, floribus scutelli-

Die außerordentlich stattliche Art, größer als *Oe. Lamarckiana*, im Garten fast 2 Meter hoch werdend, wurde 1936 und 1937 bei Kloster Zinna beobachtet und seit 1937 fast jedes Jahr in 10—30 Stück gezogen. Beschreibung bei R. 1937, S. 195, 220; 1938, S. 99; 1942, S. 456;

Abb. 14. Oe. nova von Zinna, 4. Generation, im Beginn der Blüte. 3. 8. 43

Abb. 15. Oe. nova von Zinna, 2. Generation, gegen Ende der Blüte. 17. 8. 38

1951, S. 132; Abb. 14 und 15. Die Blüten sind schüsselförmig, die Kronblätter 32 mm lang und nicht viel breiter. Die Kelchblätter waren am

formibus aliquanto minoribus (petalis ca. 32 cm longis et latis), antheris stigmata in alabastro plane tegentibus, capsula dentibus (obtusis) longioribus coronata.

Neuere Floren, wie die englische von CLAPHAM, TUTIN und WARBURG, halten die BORBÁSsche Pflanze für identisch mit *Oe. Lamarckiana* DE VRIES, was nach den Merkmalen der Pflanze, die mir vorgelegen hat, trotz der ziemlich geringen Blütengröße — nach BORBÁS können die Petala bis 5 cm breit werden, was das gewöhnliche Maß bei *Oe. Lamarckiana* ist — richtig sein kann, und ersetzen den DE VRIESschen Namen durch *Oe. erythrosepala* Borbas, während BORBÁS (S. 248) ausdrücklich erklärt, *Oe. Lamarckiana* sei aus Ungarn nicht bekannt. — Die Flora Hungarica von JÁVORKA (1925) zieht *Oe. erythrosepala* Borb. als Form zu *Oe. suaveolens* (Desf.) Lindl., unter der wohl *Oe. Lamarckiana* de Vries verstanden ist.

Standort ganz rot, teilweise stumpf, im Garten rotstreifig und immer fein gespitzt. Schon unter der Absaat aus Wildfrüchten waren neben 101 typischen Individuen 3 niedrigere rotkelchige Abweicher aufgefallen, augenscheinlich eine *PP*-Variante, kein Bastard, und solche wurden auch später nach Selbstung des Normaltypus in kleinen Familien wieder angetroffen, je eine Pflanze unter 32 bzw. 20 normalen. Was sie bedeuten, wird unten erörtert.

Der Pollen der Art enthält nur einen *velans*-ähnlichen Komplex, der mit *velans* von *Oe. Lamarckiana* nicht lebensfähig ist; er soll *paravelans*[1] heißen. In den Eizellen findet sich derselbe Komplex, und daneben, in etwa 25% der Samenanlagen, ein was die phänische Wirkung betrifft *gaudens*-artiger, der *quaerens* genannt worden ist (R. 1951, S. 132), weil die Art von der er stammt gesucht wird; die Verbindungen heißen *quaesta*. Die Zahl der tauben Samen beträgt etwa 75%, wie bei der Standardrasse der *Oe. suaveolens*.

Die großen Blätter und die Rotfärbung des Stengels gehören dem Komplex *quaerens* an, wie die Kreuzung mit *Oe. Hookeri* ♂ zeigt (Abb. 16). Die Verbindung von *quaerens* mit *gaudens* von *Lamarckiana* und mit *flavens* von *suaveolens* sind dagegen schwach. Die Verbindungen von *paravelans* ähneln, von der geringeren Blütengröße abgesehen, den *velutinae* aus *Lamarckiana* sehr. Die *paravelutina* aus *nova* × *Hookeri* ist gut grün, wie die reziproke; falls *paravelans* dem *velans* im Genbestand sehr ähnlich ist, läßt sich schließen, daß die *nova* andere Plastiden besitzt als *Lamarckiana*, und zwar die Plastiden der Art, von der der Eizellenkomplex *quaerens* stammt.

Wie *velans* in *Oe. Lamarckiana* und in der *nova vom Kanal* (vgl. R. 1950, S. 132f.), über die bald genauer berichtet werden soll, geht auch *paravelans* durch Translokation mit seinem Partner in einen homozygotisch lebensfähigen *subvelans*-artigen Komplex über. Die Halbmutante vom *rubrisepala*- oder *erythrina*-Typus (vgl. R. 1943, S. 55), *paravelans* · *subvelans*, ist die erwähnte *PP*-Form, viel schwächer als die Art, mit kurzen stumpfen Blättern, dunkelroten Kelchen, kleineren Blüten. Bei Selbstbestäubung spaltet sie die noch etwas schwächere *decipiens*-artige Vollmutante ab. — Früher (a. a. O. S. 132) war von einer 15-chromosomigen Mutante die Rede; es handelte sich um ein zufällig trisomisches Individuum in der Nachkommenschaft der primären Mutante. Der Habitus der Mutante zeigt, daß die für die großen Blätter verantwortlichen Elemente von *quaerens* bei der Translokation nicht in den Mischkomplex aufgenommen werden.

Über Wildbastarde mit *Oe. biennis*, *albiparavelutina* und *paravelutirubata*, ist früher (1938, S. 99, 104f.) berichtet worden, ebenso

[1] Anleihe beim Griechischen; *fere*, *paene*, *sub* sind vergeben, *prope* klingt weniger gut.

über die Kreuzungen *ammophila* × *nova* und *biennis* × *nova*. Einige neue Verbindungen, von denen schon kurz die Rede war, sind die folgenden.

Zinna × *Hookeri:* 41 *paravelutina*, schön grün, schmalblättrig, ganz wie die *velutina* aus *Lamarckiana*, rotkelchig, und 29 *quaesta*, heller grün, der *Zinna* ähnlich, Blätter sehr groß und breit, scharf gezähnt, Stengel rot überlaufen, Kelch grün. 38/270. — *Zinna* × *Lamarckiana:* 25 *Lamarckiana*-ähnlich, *paravelans* · *gaudens*; 6 ähnlich der *Zinna*, *quaerens* · *gaudens*; 16 schwach, dünnstenglig, ungetupft,

Abb. 16. Oe. (nova von Zinna × Hookeri) F_1. Links quaesta, rechts paravelutina. 18. 8. 38

erinnern an *flavilaeta*, sind *quaerens* · *gaudens*; *paravelans* · *velans* fehlt. 38/271. — *Zinna* × *suaveolens* Stand.: 43 *paravelans* · *flavens*, dunkelgrün, hoch, kräftig, der *flavivelutina* ganz ähnlich, doch die Blüten kleiner, Kronbl. 26:28 mm; 17 viel schwächer, hellgrün, unverzweigt, ungetupft, ähnlich *flavilaeta*, *quaerens* · *flavens*. 38/272. — *Hookeri* × *Zinna:* 70 große *paravelutina*, wie die reziproke, keine *quaesta*. 38/273. — *Lamarckiana* × *Zinna:* 20 sehr ähnlich der *Lamarckiana*, nur die Blüten kleiner, *gaudens* · *paravelans*; *velans* · *paravelans* fehlt, dafür 50 taube Samen. 38/274.

Zinna mut. *rubrisepala* selbst: 70 wie die Mutter, niedrig, kleinblütig. 38/279. — *Zinna* mut. *rubrisepala* selbst: 34 wie die Mutter, doch teilweise schwächer (Homozygoten), alle viel niedriger als normale *Zinna*, kurzblättrig, plump. 52/38. — *biennis* München × *Zinna* mut. *rubrisepala:* 16 wie *albivelutina*, 5 wie *rubivelutina*. 52/83.

biennis München × *Zinna: albiparavelutina* und *rubiparavelutina*. 37/182. — *albiparavelutina* selbst: 3 *albata* groß, wie die Mutter, blühend, 3 Rosetten mit spitzen schmalen Blättern, wohl trisom. 38/275. Auch der spontane Bastard war sehr wenig fruchtbar gewesen. — *rubiparavelutina* selbst: 53 wie die Mutter, teils *R* teils *r*, groß- und kleinblütig. 38/276. — *paravelutirubata* (aus Absaat von Wildfrüchten) selbst: 70 wie die Mutter, *R* und *r*, groß- und kleinblütig. 38/277.

albiparavelutina Wildbastard C, spontan bestäubt: 4 *albata* weißnervig, davon 1 *rotkelchig PP*. 37/180. — *albiparavelutina PP* (aus 37/180) selbst: 70 wie die Mutter, gleichförmig, rotkelchig, mit größeren und dickeren Früchten als normale *albivelutina*. 38/279. — *albiparavelutina PP* × *biennis* München: 20 *paravelans · rubens*, mit buckligen Blättern, rotbraunen Kelchen, 8 *P-biennis* = *P-albicans · rubens*, mit nicht buckligem Laub und leicht rotstreifigen Kelchen, an *subvelans · rubens* erinnernd. 39/131. — *P-biennis* selbst: 42 sehr gleichförmig wie die Mutter, Blätter breiter als bei *biennis*, teils *R* teils *r*, Knospen plumper, Stengel sehr spärlich getupft, im ganzen ähnlich *rubisubvelutina*. — Über das Wesen von „*P-albicans*" vgl. unten.

Konfigurationen. *Zinna* = *quaerens · paravelans* 12, 2. — *albicans · paravelans* 14. — *gaudens · paravelans* 12, 2. — *ʰHookeri · paravelans* 4, 5×2. — *rubens · paravelans* 12, 2. — *quaerens · gaudens* Ring von mindestens 6 Gliedern, mindestens 2 Paare. — *quaerens · ʰHookeri* 10, 2, 2. — mut. *rubrisepala* (Nachkommen einer Mutante aus Wildsamen) 4, 5×2, eine Pflanze trisomisch, 4, 4×2, 3. — Neu aufgetretene *rubrisepala* 4, 5×2. — Deren Nachkommen 4, 5×2, *decipiens* 7×2. — *PP-albiparavelutina* rotkelchig (aus 38/278) 6, 4×2. — *P-biennis* (aus 39/131) 12, 2.

Zu der zunächst als *PP-albiparavelutina* bezeichneten Form ist noch einiges zu sagen. Sie unterschied sich deutlich von dem in dem *Lamarckiana*-Bastard öfter aufgetretenen Crossover *P-albicans · velans*, und ebenso die aus ihr gewonnene oben *P-biennis* genannte *rubens*-Verbindung von gewöhnlicher *P-albicans · rubens*. Das chromosomale Verhalten gibt die Erklärung. Die „*PP-albiparavelutina*" besaß nicht weniger als 4 Paare neben einem 6er-Ring, war also ein *rubrisepala*-Typus, und die „*P-biennis*" hatte ein Paar neben einem 12er-Ring. Der fragliche durch Translokation gebildete Komplex mußte von *velans* 1 · 2 (Spaltung der *rubata* nach *R—r*) und 3 · 4 besitzen, und er durfte nicht in sich schließen die Letalchromosomen 5 · 8 und 6 · 7, weil er mit *velans* lebte. Ein Mischkomplex von den geforderten Eigenschaften kommt z. B. dann zustande, wenn zwischen 3 · 6 von *albicans* und 9 · 10 von *velans* reziproke Translokation zu *3 · 9 + 6 · 10* erfolgt ist. Dann ordnen sich die Chromosomen in dem Ring folgendermaßen:

$$\begin{array}{ccccccccccc} & \text{v} & & \text{v} & & \text{v} & & & \text{a} & \text{a} & \text{v} \\ \langle & 1\cdot2 & & 14\cdot13 & & 11\cdot12 & & 10\cdot6 & 7\cdot5 & 8\cdot9 & 3\cdot4 & \rangle \\ & & 2\cdot14 & & 13\cdot11 & & 12\cdot10 & & 6\cdot7 & 5\cdot8 & 9\cdot3 & 4\cdot1 \\ & & \text{a} & & \text{a} & & \text{a} & & \text{v} & \text{v} & & \text{a} \end{array}$$

und es entstehen auf der einen Seite ein mit *velans* lebensfähiger Komplex, der 4 *velans*-Chr., nur noch 2 *albicans*-Chr. und das „neue" Chromosom 6 · 10 enthält, auf der anderen Seite ein zur Hauptsache, durch 4 Chromosomen, als *albicans* charakterisierter, aber mit den Letalelementen von *velans* geschlagener Komplex, der als Mischchromosom

3.9 besitzt. Indidivuen, die als Homozygoten hätten angesprochen werden können, sind in der Nachkommenschaft der Mutante (42 Pfl.) nicht aufgefallen. Ob der *subvelans*-artige Komplex polleninaktiv war oder Letalelemente enthielt — für beide Wirkungen kämen nur die Chromosomen 5·7 und 6·10 in Frage —, ist nicht mehr zu entscheiden. Das einzige auch in *rubens* vorkommende Chromosom ist 1·2.

Über die Zusammensetzung und das Zustandekommen der mehrfach aufgetretenen *Zinna*-Mutante *rubrisepala*, die in zwei geprüften Fällen die Konfiguration 4, 5×2 hatte, ist nicht zu reden, solange die Formel von *quaerens* unbekannt ist. Die gleiche Bindungsweise ist schon mehrmals bei Mutanten vom *rubrisepala*-Typus ermittelt worden (vgl. R. 1943, S. 78f.). Auch *paravelans* ist daraufhin zu untersuchen, ob die Struktur genau die gleiche ist wie die von *velans* in *Oe. Lamarckiana*.

14. Oe. biennis L. nova var. angustifolia.

Es ist schon öfter betont worden, wie überraschend gleichförmig *Oe. biennis* sich in ihrem weiten europäischen Wohngebiet darstellt. Eine durch viel schmälere Blätter abweichende Form — schon die Rosettenblätter sind deutlich schmäler — hat Herr Dr. H.-H. Heine aus dem Hafen von Ludwigshafen a. Rh. mitgeteilt. Die Sippe hat zudem cruciate Blüten mit stark variierender Ausprägungsstärke des Charakters, aber nie mit so extrem sepaloiden Kronblättern wie die von uns seit lange kultivierte *biennis cruciata*, die Frl. Kowalewicz (1956) kürzlich genau untersucht hat. Der Unterschied gegenüber typischer *biennis* ist so groß, daß ich zuerst eine neue Art vor mir zu haben glaubte. Aber die Meiose zeigt die seltene Konfiguration 6 + 8, und die Verbindungen mit *Oe. atrovirens*, *Lamarckiana*, *syrticola* als Vätern ergab sehr *albata*-ähnliche Bastarde, die Kreuzung mit *Oe. argillicola* als Mutter lieferte eine gelbgrüne rotnervige *rubata*. Die *albivelutina* war teilweise gelbscheckig wie aus typischer biennis. Die stattliche, vielleicht hybridogene Form wird noch genauer analysiert.

Das spärliche bis jetzt vorliegende Material ist folgendes. Absaat aus Wildfrüchten: 40 gleichförmige (50/154). — Weitere Generationen seitdem jedes Jahr, meist 20 Pflanzen. Keine Abweicher. — *biennis angustifolia* × *atrovirens:* 34 wie *albiflexa*, meist cruciat. 54/109. — *bien. ang.* × *Lamarckiana:* 58 Pfl., teils wie *albilaeta* teils wie *albivelutina*, diese teilweise gelbscheckig; *rubivelutina* fehlt, also *rubens* in den Embryosäcken nicht aktiv. 54/110. — *bien. ang.* × *syrticola:* 20 hellgrün stark nickend, wie *albicurva*. 52/54. — *argillicola* × *bien. ang.*: 20 gelbgrün, schwach, wie *hargillicola · rubens*. 54/112.

15. Oe. nuda spec. nova.

Außer der als *Oe. parviflora* und *Oe. ammophila* identifizierten muricata bot Straßburg eine weitere „*muricata*" an, von „collines du Bas Dauphiné, molasse argilosiliceuse, leg. A. Gagnieu". Herr Dr. Linder hatte dazu mitzuteilen die Freundlichkeit: „Seit 1947

sammelt Fräulein Professor A. Gagnieu jedes Jahr unter der Bezeichnung Oe. muricata Samen von demselben Standort: beiderseits der Ortschaft Saint-Laurent-du-Pont, am Eingang des Massivs der Grande Chartreuse, 25 km nördlich von Grenoble; die Standorte liegen am Damm einer früheren Kleinbahn, sind aber wesentlich zurückgegangen, hauptsächlich in den letzten zwei Jahren." Ob die Pflanze also Bürger der dortigen Flora bleibt, ist abzuwarten. Auch aus Selbstbestäubung der Wildform wurden Samen angeboten, es ist also möglich, daß die Pflanze als *Oe. muricata* in andere Gärten übernommen wurde.

Abb. 17. Oe. nuda aus Wildsamen. 20. 7. 52

Die Pflanze als Sämling wächst rasch, wie die *Strictae* tun, sie ist in allen Teilen kahl, hellgrün, die Rosettenblätter sind wie die späteren Blätter schmal, spitz, fein gezähnt, rotnervig, der Stengel etwas sparrig verzweigt, ungetupft, die Blüte früh, der Kelch grün, mit ziemlich langen Zipfelspitzen, die Kronblätter 23 mm lang, 25 mm breit, aber auch etwas kleiner, ziemlich hell gelb (Abbildung 17). Die Diakinese zeigt den 14er-Ring, die Art ist demnach heterogam. Sie ist *Oe. nuda* benannt worden. — Eine zum mindesten sehr ähnliche Form hat Dr. Drawert in Holland bei Zeist gesammelt. Sie wurde nur kurze Zeit kultiviert und konnte mit *Oe. nuda* im Leben nicht verglichen werden.

Die Analyse ergab, daß die beiden Komplexe mit denen der *Oe. biennis* Ähnlichkeit haben. Die Kahlheit wird durch beide Komplexe als mehr oder weniger prävalenter Charakter vererbt. Das Eizellengenom soll *calvens* heißen (das Wort bedeutet allerdings kahl werdend, nicht kahl machend), die Verbindungen *calva*. Die Pollenbastarde heißen *glabrata* (*glabra* ist als Speciesname verwendet), und davon ist mit einiger Freiheit für den Komplex der Name *glabrans* abgeleitet.

Die gegenüber den *albatae* aus *Oe. biennis* schwächere Behaarung wurde z. B. bei den Verbindungen von *calvens* mit *curvans*, *percurvans*,

velans protokolliert; unter den *glabratae* fiel als besonders feinhaarig der *Hookeri*-Mischling auf.

In der Kreuzung *Lamarckiana* × *nuda* trat keine *laeta* auf; das macht wahrscheinlich, daß *glabrans* den gleichen Letalfaktor besitzt wie *gaudens* und *rubens*. Ob auch der Rotnervfaktor von *glabrans* homozygotisch letal wirkt, ist noch zu prüfen. Beide Komplexe vererben gelbe Blütenfarbe, wie die Kreuzungen mit *suaveolens* zeigen.

Die Plastiden der *nuda* dürften mit denen der *biennis* und der *suaveolens* Ähnlichkeit haben. Der Bastard zwischen *argillicola* und *nuda* ♂ ist teilweise stark gelbscheckig, wie *Oe. (argill.* × *biennis) rubata* (Mickan). Wenn die eine Scheckpflanze in der Kreuzung *nuda* × *Lamarckiana* mit den Schecken der *(biennis* × *Lamarck.) albivelutina* zu vergleichen ist, vermögen die Plastiden der *nuda* mit denen der Lamarckiana besser zu konkurrieren als die der biennis. Auf eine Ähnlichkeit zwischen *rubens* und *glabrans* in bezug auf die für die Plastidenfarbe verantwortlichen Gene weist die gelbgrüne Farbe der *flaviglabrata* hin.

Oe. nuda, Absaat aus Wildfrüchten: 65 sehr gleichförmig, nur die Blütengröße wohl nicht einheitlich. 52/157. — *nuda* selbst: 36 sehr gleichförmig. 52/159. — diese selbst: 20 gleichförmig. 53/184. — Für die folgenden Kreuzungen wurden 3 Individuen der Absaat vom Standort als Mütter verwendet, die, wie es scheint, in der Blütengröße homozygot waren. Als Pollenspender dienten eine größere Zahl von Pflanzen. Die Bestäubungen hat Herr Dr. Stubbe ausgeführt.

nuda 3 × *ammophila:* 72 sehr kräftige stark nickende Pflanzen, wie *albipercurva*, doch die Stengeltupfen schwächer, Kronbl. 23:23 mm. 54/93. — *nuda* 2 × *argillicola:* 40 Pfl. wie *albicans* · *argillicola*, schwach nickend, Kronbl. 21:21 mm. 54/94. — *nuda* 2 × *atrovirens:* 52 wie *albiflexa*, Kronbl. meist mehr oder weniger cruciat. 54/95. — *nuda* 1 × *blandina:* 82 wie *albilevata*, Krbl. 28:32 mm. 54/96. — *nuda* 2 × *Hookeri:* 15 wie *albihookeri*. 54/97. — *nuda* 2 × *Lamarckiana:* 40 hellgrün, teils wie albivelutina, doch schwächer getupft, 1 davon leicht gelbscheckig, teils wie *albilaeta*. 54/98. — *nuda* 2 × *suaveolens* Stand.: 20 wie *albiflava*. 54/99. — *nuda* 2 × *suaveolens sulfurea* von Friedrichshagen: 80 wie *albiflava*, Blüten tiefgelb, Kronbl. 32 mm lang, 28 mm breit. 54/100. — *nuda* 1 × *syrticola:* 17 wie *albicurva*, stark nickend, sehr schwach behaart. 54/101. — *ammophila* × *nuda:* 19 ähnlich wie *rigirubata*, rotnervig, aber Blätter schmäler. 54/102. — *argillicola* × *nuda:* 19 ähnlich wie *rubata*, teilweise stark gelbscheckig. 54/103. — *blandina* 1 × *nuda:* 84 schmalblättrig, rotnervig, ähnlich einer schmalbl. *levorubata*, Kronbl. 30:30 und 23:23 mm. 54/104. — *Hookeri* × *nuda:* 70 dunkelgrün, Blätter schmal, spitz, rotnervig, Stengel fast kahl, kaum merkbar getupft. 54/106. — *Lamarckiana* × *nuda:* 130 *velutina*, rotnervig, schmalblättrig, mit rotbraunstreifigem Kelch, grünkelchige ungetupfte laeta fehlt. — *suaveolens* Stand. × *nuda:* 90 Pfl., teils *albata*, dunkelgrün, wie eine großblütige *nuda*, Kronbl. 26:30 oder 30:30 mm, teils *flava*, gelbgrün, Blätter schmäler als bei *flavirubata*. 54/107.

16. Der taxonomische Rang der europäischen Oenothera-Sippen

Cleland (1944, 1949, 1950, 1954) hat in Gemeinschaft mit dem Systematiker P. A. Munz ein Inventar der in einem weiten Gebiet von Nordamerika spontan wachsenden Oenotheren aufgenommen und die

schwer zu übersehende, gleitende Mannigfaltigkeit in wenige Großarten: *Hookeri*, *strigosa*, *biennis* (in 3 Gruppen), *parviflora*, *grandiflora* gegliedert, innerhalb deren die lokalen Formen als Rassen (Varietäten) unterschieden werden. Seine Gründe sind überzeugend. Allerdings, wenn man die Fruchtbarkeit nach Kreuzung als eines der Kriterien, die gegen den Artwert sprechen, gelten ließe, dürften nicht einmal die großen Gruppen als verschiedene Arten gewertet werden, und HERIBERT NILSSON (1953, S. 360) geht tatsächlich so weit, nur eine einzige Species, *Oe. biennis*, anzuerkennen.

In Europa liegen die Verhältnisse, vorläufig wenigstens, noch ganz anders, und wenn TISCHLER (1950, S. 57 f.) unter Berufung auf CLELAND das primitive Verfahren der Floren aufgreift, als Arten nur *Oe. biennis* und *Oe. muricata* gelten läßt und die von mir unterschiedenen Arten wie *rubricaulis*, *suaveolens* auf der einen, *ammophila*, *parviflora* usw. auf der anderen Seite nur als Subspecies der beiden Hauptarten bestehen läßt, so kann ich dem nicht zustimmen. Diese Arten sind klar geschiedene Biotypen, stärker voneinander verschieden, wie ich schon einmal ausgesprochen habe, als manche anerkannte Arten von *Epilobium*. Auch die Bastarde verwischen die Grenzen zwischen den Arten nicht, weil sie entweder von den Eltern sich deutlich unterscheiden, oder, bei Artenpaaren wie *Oe. biennis* und *rubricaulis*, jeweils die Mutterart rein repräsentieren. Ob ein Pollenkorn auf der Narbe einer *Oe. biennis* von einem Individuum der *Oe. rubricaulis* stammt, oder von einem Nachbarindividuum der *Oe. biennis*, oder aus der eigenen Blüte, macht für die Beschaffenheit der Zygote nichts aus: weil permanente Bastardierung zum Wesen dieser heterogamen Geschöpfe gehört. Der genische Unterschied zwischen dem Pollenkomplex *rubens*, der beiden Arten gemein ist, auf der einen und den Eizellenkomplexen *albicans* und *tingens* auf der anderen Seite ist ja größer als der Unterschied zwischen den beiden Eizellenkomplexen. Die wahren biologischen Einheiten sind bei den heterogamen Oenotheren die Komplexe, nicht die Arten.

Zu den wenigen in Europa eingebürgerten — zum Teil wohl erst hier aus amerikanischen Elementen komponierten — Arten kommen immer wieder neu aus Amerika eingeführte hinzu. Aber das war wohl seit Jahrzehnten so, und die meisten neuen Adventivgäste werden wieder verschwinden, wie die früheren verschwunden sind; in Herbarien liegen die Schatten solcher vergänglicher Einwanderer, die keine bleibende Statt gefunden und keine lebendige Spur hinterlassen haben. Die eingebürgerten stellen also vermutlich eine Auslese besonders gut angepaßter Biotypen dar, die von Neuankömmlingen nicht viel zu fürchten haben. Der gefährlichste Feind aller anderen europäischen Oenotheren ist *Oe. biennis*, und vielleicht wird sie später einmal alle Gattungsschwestern verdrängt haben.

17. Die Entstehung neuer Arten durch Kreuzung

Der klarste Fall der Bildung einer erfolgreichen synthetischen Art ist *Oe. Issleri*. Daß sie aus *Oe. syrticola* und *Oe. biennis* hervorgegangen ist, kann kaum bezweifelt werden. Wenn sie im Elsaß neben *Oe. syrticola* schon so häufig ist, wie Herr Issler mitteilte, sollte sie dieser, die ja früher da war, eigentlich überlegen sein; das wird der weitere Verlauf entscheiden. Auch *Oe. biennis* kommt an denselben Standorten vor, wie das erste im Winter von Herrn Issler gesammelte Samengemisch zeigte; wenn sie später gekommen ist, wird sie ihre Krallen wie anderswo bald spüren lassen.

Isolation ist ein wichtiger Faktor der Artbildung. An Bahndämmen, wie zwischen Woltersdorf und Jüterbog, hat der Standort fast lineare Ausdehnung, ein Ausbrechen der *Oe. ammophila* und der so aussichtreichen synthetischen *Oe. albipercurva* aus der mörderischen Konkurrenz der *Oe. biennis* ist abgeschnitten, und die Art wie der Bastard werden ebenso unterliegen wie sie im Elbetal unterlegen sind. Die Standorte der *syrticola* und ihres Abkömmlings *Issleri* sind Brachäcker. Hier kann es wohl leichter als auf den schmalen Heidestreifen entlang einem Bahndamm geschehen, daß ein neues Geschöpf der daedala tellus eine Zeitlang ungestört, ohne Begegnung mit den an Zahl übermächtigen Eltern, sich zu erhalten, zu vermehren und auszubreiten Gelegenheit findet. Äcker auf kiesigem Grund, die zeitweise brachliegen, sind wohl ein besonders günstiges Gelände für gelegentliche Vermischung und zeitweilige Trennung solcher beweglicher hapaxanthischer Sippen.

Oe. biennis ist für alle Verwandten gleich gefährlich durch ihre überlegene Vermehrungsfähigkeit. Zu der Auseinandersetzung zwischen den Arten gehört aber auch die Mischlingsbildung (R. 1937, 1950). *Oe. (biennis×ammophila) albipercurva* wird durch Kreuzung mit *biennis* ♂ sofort zu *biennis* rückassimiliert. *Oe. Issleri* gibt mit *biennis*-Pollen taube Samen, keine lebensfähigen Pflanzen, die in dem säkularen Kampf auf die Seite des einen wie des andern Elters gezogen werden können; sie wird für den Pollen der *biennis* zum Grab, wie allerdings umgekehrt der *biennis*-Pollen für die Samenanlagen der *Issleri* zum Mörder wird. Aber partieller Selbstmord ist bei den isogamen und halbheterogamen unter den Oenotheren etwas durchaus Übliches.

Die Endstation der Evolution ist bei den komplexheterozygotischen Oenotheren die strenge Heterogamie, die das partielle Zygotensterben abschafft und dafür die Hälfte der Sporen opfert. Diesen Zustand hat die *Issleri* in der weißnervigen Form schon erreicht, sie wird ihn vielleicht auch in der rotnervigen erreichen. Unter den Halbheterogamen nimmt die *R-Issleri* insofern eine besondere Stellung ein, als der Pollen zweiförmig ist und die Samenanlagen einförmig sind[1]. Denn die älteren

[1] Die *rubisubcurva* von Mannheim (vgl. oben), die die gleiche Eigentümlichkeit hat, ist wohl kein Dauerbürger.

Halbheterogamen, *Oe. suaveolens*, *nova von Zinna*, *rubricaulis Thorn*, *biennis München* verhalten sich umgekehrt.

Der *rubens*-Komplex steht bis jetzt mit seiner Fähigkeit, von ♂-aktivem zu ♀-aktivem Verhalten hinüberzuwechseln (in *rubicurva*, *rubipercurva*, *rubisubcurva*, *rubiundata*, *rubiplana*; R. 1950, S. 135), einzig da. Wenn die Veränderung mit Chromosomenaustausch zusammenhängt, wie in der *rigirubata*, ist sie besonders leicht zu verstehen. Aber auch Mutation kann im Spiel sein. CLELAND berichtet (1954, S. 202), die *Lamarckiana*-Sippe, die er von mir erhalten hat (letzten Endes geht sie auf HERIBERT NILSSON zurück), sei ihm unter den Händen heterogam geworden: seit 1936 sei *velans* fast nur noch in den Eizellen, *gaudens* fast nur im Pollen aktiv. Der Autor denkt an eine Mutation, die die Verschiebung in beiden Geschlechtern gleichzeitig hervorgebracht habe. Eine ähnliche Erscheinung ist mir selber begegnet, nur daß die Verschiebung des Verhältnisses zum Geschlecht, die Änderung der „Genotropie", einseitig erfolgte und mit einer sichtbaren Rekombination Hand in Hand ging. In der Nachkommenschaft einer *Oe. Lamarckiana tris. dependens* (mit dem 3·11-Chromosom von *gaudens* als überzähligem) trat ein ungetupftes, grünkelchiges, sonst normales Individuum auf, dessen Abkömmlinge als durchaus gesunde, reich blühende und fruchtende *p-Lamarckiana* (Konfiguration 12, 2) in 4 Generationen aufgezogen wurden. Die Verbindung dieses *p-velans* mit ^{h}*Hookeri* besaß die normale Konfiguration 4, 5 × 2, der Komplex hatte also das *P*-Allel durch Crossing-over verloren. In den Embryosäcken dieser Sippe war *velans*, wie in der Ausgangsform, häufiger als *gaudens* (*p-Lamarck.* × *Hookeri* brachte 32 erst blasse, zu einem Teil gut ergrünende *velutina* auf 13 grüne *laeta*; 49/65). Aber im Pollen war nur *gaudens* aktiv, wie die Kreuzung mit *nova vom Kanal* ♀ dartat (44/76). — Die gleiche Beobachtung ist schon früher bei *Mp-Lamarckiana tris. dependens* gemacht worden (R. 1940b, S. 277, 299); die normale, 14-chromosomige Form ist hier nicht untersucht.

Wenn der streng ♂-aktive Komplex *curvans* der *Oe. syrticola* ausnahmsweise in einer Eizelle zum Zug kam, lag nach unseren Erfahrungen keine dauerhafte Verlagerung der Geschlechtsbindung vor. Es handelte sich also um extreme Plusvarianten der bei der Bildung des Embryosacks gewöhnlich versagenden Konstitution (vgl. R. 1940a).

18. Über die Beziehungen der europäischen zu den amerikanischen Arten

CLELAND hat es unternommen, die Verwandtschaftsverhältnisse der amerikanischen *Oenothera*-Arten bzw. ihrer Genkomplexe aus der Anordnung ihrer Chromosomensegmente zu erschließen und die mutmaßlichen Schritte des Segmentaustausches nachzuzeichnen. Als die ursprünglichste, weil unter den *Hookeri*-ähnlichen, homozygotischen Sippen Kaliforniens häufigste Anordnung sieht er die der Rasse *Johansen*

an, mit 1·2, 3·4, 5·6, 7·10, 9·8, 11·12, 13·14[1]. Aus der ganzen *Hookeri*-Verwandtschaft ist keine Form in Europa auch nur verwildert beobachtet; auch die Handelsgärtner führen, soviel mir bekannt, keine dieser Rassen.

Unter den *komplexheterozygotischen* Arten sind nach CLELAND (1950, 1954) von der Struktur von *hJohansen* am wenigsten, im Minimum um 3 Austausch-Schritte, entfernt die *strigosae*, und zwar in beiden Komplexen. 27 untersuchte *strigosa*-Rassen (1954) haben ähnlich strukturierte α-(Eizellen-) und β-(Pollen-)Komplexe, aber der α- und der β-Komplex, die jeweils in einer Rasse vereinigt sind, unterscheiden sich, bei ähnlicher phänotypischer Wirkung, in der Segmentverteilung tief. Unsere *Oe. hungarica* ordnet sich in jeder Beziehung gut ein. Ihr Pollen-K. hat genau dieselbe Segmentanordnung wie β von „Palmer Lake" und „Castle Rock", nämlich 1·4, 3·2, 5·10, 7·6, 8·14, 9·13, 11·12. Die α-Komplexe der amerikanischen *strigosae* sind strukturell beträchtlich variabler als die β, und *laxans* von *hungarica* ist auch mit keinem der 27 α-Typen im Bau identisch, aber der Unterschied gegenüber dem ähnlichsten liegt doch in nicht mehr als 2 Translokationen:

α Castle Rock .	1·2	3·10	4·7	5·8	6·9	11·13	12·14
laxans	—	—	—	—	6·12	9·11	13·14

Die französische „*strigosa*" muß erst analysiert werden, ebenso die *nova von Jüterbog (mollis)*.

Die *Parviflorae* (CLELAND) oder *Cernuae* (RENNER). Der Habitus wird bei den amerikanischen wie bei den europäischen Formen durch den Pollenkomplex bestimmt, aber in der Struktur sind die β alle sehr verschieden (GECKLER in CLELAND 1950, S. 205ff.). Die europäischen Arten machen darin keine Ausnahme. Alle 3 Komplexe (von 4 Arten) sind ungleich, keiner hat Ähnlichkeit mit einem amerikanischen, und *flectens* von *atrovirens*, die in Europa wild nicht bekannt ist, schließt sich an:

curvans	1·14	3·2	4·6	5·13	7·11	9·8	10·12
percurvans . . .	1.14	2·9	3·5	4·12	6·8	7·10	11·13
subcurvans . . .	1·14	2·9	3·10	4·5	7·11	6·13	8·12
flectens	1·4	3·2	5·7	6·10	12·14	9·8	11·13

Bemerkenswert ist immerhin, daß 1·14 bei allen 3 Europäern vorkommt, aber bis jetzt von keiner amerikanischen Rasse bekannt ist, und daß

[1] Diese Struktur hat auch die habituell sehr ausgezeichnete *Oe. purpurata* Kleb. (KLEBAHN 1925, wo ein farbiges Bild), die TISCHLER irrtümlich unter den in Europa eingebürgerten Arten aufführt. Sie ist in einem einzigen Exemplar unerklärlicherweise unter einer Zucht von *Oe. biennis* aufgetreten. Ihre Herkunft ist unbekannt; in Kultur ist sie noch jetzt in München. — Eine leicht zugängliche Übersicht über die Struktur zahlreicher Komplexe gibt CLELAND 1949, S. 176—178; diese Liste ist identisch mit der 1950, S. 224—225 von CLELAND und Mitarbeitern veröffentlichten Tabelle.

außerdem 2·9 und 7·11 noch je zweimal vertreten sind. — Ob *subcurvans* von *silesiaca* mit dem von *parviflora* (vgl. oben) wirklich ganz identisch ist, muß noch genau überprüft werden, aber wenn die beiden Komplexe durch eine Translokation unterschieden sind, stehen sie sich doch viel näher als irgendein anderes Paar.

Befriedigender ist die Lage bei den *Eizellen*komplexen der *Parviflorae* (a. a. O., S. 210ff.). Die Segmentanordnung unseres *rigens* findet sich nämlich auch in zwei amerikanischen Rassen, von denen die eine, „*Sunbury*" aus Pennsylvanien, phänotypisch von unserer *syrticola* so gut wie ununterscheidbar ist (a. a. O., S. 206; über den Pollenkomplex wird noch nichts mitgeteilt). *Augens* von *Oe. parviflora* L. hat mit *rigens* nur 2 Glieder gemein, und *subpingens* von *silesiaca* (damit fast identisch *pingens* der aus Amerika nach Amsterdam eingeführten *atrovirens*) ist von α *St. Lawrence* durch eine einzige Segmentverwechslung verschieden. Zum Vergleich sind die 4 Formeln nebeneinandergestellt.

rigens	1·2	5·6	3·4	11·13	7·12	8·14	9·10
augens	1·2	5·6	3·14	4·12	7·10	8·11	9·14
subpingens . . .	1·13	2·10	3·4	11·12	7·14	5·8	6·9
α St. Lawrence .	—	—	—	—	—	5·9	6·8

Sehr unterschiedlich sind die Rassen, die CLELAND (1950) als *biennis*, und zwar in 3 Gruppen, zusammenfaßt (einzelnes bei PREER, GECKLER; Übersicht der Komplexe S. 224—225). Gruppe 1 besitzt α-Komplexe, die den breitblättrigen *biennis*-Habitus bestimmen, und *strigosa*-artige β-Komponenten. Gruppe 2 verhält sich umgekehrt. Gruppe 3 ist in α wie β *biennis*-artig. Zu Gruppe 1 gehört *Oe. chicaginensis* aus Illinois, von der Konstitution:

excellens	13.14	⟩	1·2	5·6	12·11	10·7	8·9	3·4
punctulans . . .	13.14	⟩	2·5	6·12	11·10	7·8	9·3	4·1

Ob die habituell durchaus ähnliche kleinblütige Sippe von Colmar dieselbe Kombination der Segmente besitzt, ist zu prüfen.

Zur Gruppe 2 gehören *Oe. biennis* L. und *Oe. rubricaulis* Kleb., deren Heimat Ostpreußen zu sein scheint. Ihre Eizellenkomplexe sind strukturell sehr ungleich; *albicans*, um mindestens 5 Translokationsschritte von [h]Johansen entfernt, hat am ehesten Ähnlichkeit mit α *Indian River* (CLELND u. HAMMOND, S. 66).

tingens	1·7	2·8	3·4	5·11	9·10	6·12	13·14
albicans	1·4	2·14	3·6	5·7	9·8	10·12	11·13
α Indian River .	1·4	6·10	3·2	5·7	9·8	11·12	13·14

Der Pollenkomplex von *biennis* und *rubricaulis* hat gegen das ähnlichste β der Gruppe 2 nur eine Translokation:

rubens	1·2	3·11	5·6	4·9	8·14	7·12	10·13
β Etna	—	—	—	—	—	7·10	11·13

In der Gruppe 3 von *biennis* finden sich ähnliche Strukturen wie die von *flavens* der *suaveolens:*

flavens Stand.	1·4	3·2	5·6	7·8	9·10	11·12	13·14
flavens Fünfkirchen	1.4	3·2	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14
s-flavens Friedrichshagen .	1·4	3·2	5·6	7·10	8·11	9·12	13·14
α Morgantown	1.4	3·2	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14
α Mountain Lake	1.4	3·2	5·14	6·13	7·8	9·10	11·12
acuens	1·4	3·2	5·6	7·10	9·8	11·12	13·14

α *Morgantown* (West-Virginia) hat dieselbe Formel wie *flavens Fünfkirchen*, vererbt jedoch schmale dunkelgraugrüne Blätter (Preer, S. 106), α *Mountain Lake* (Virginia) vererbt breites hellgrünes Blatt (S. 108) wie *flavens*. Weil aber das *flavens* der ungarischen *suaveolens*-Sippen homozygotisch noch lebensfähig ist, könnte man auch an eine Beziehung zu dem sich ebenso verhaltenden *acuens* von *grandiflora* (Alabama) denken. Auf eine weitere Möglichkeit: daß der Vorfahr von *flavens* den Pigmentfaktor *P* der *Hookeri*-Verwandtschaft besessen haben könnte, habe ich früher hingewiesen (R. 1942, S. 463).

Daß *albicans* in *suaveolens* von *biennis* stammt, ist höchst wahrscheinlich, weil der Eizellenkomplex der beiden Arten das sonst nicht bekannte *sulfurea*-Gen in sich trägt, und ebenso die ebenfalls rezessiven Gene *xanthodermis* und *pilosa* (W. Stubbe). *Oe. biennis* L. wird in ihrer so stabilen und erfolgreichen Konstitution erst in Europa entstanden sein, das dürfen wir jetzt für sicher halten. Denn wenn sie drüben eine Heimat hätte, wäre sie nun längst gefunden. Aber daß ihr *rubens* aus einer der Populationen stammt, denen jetzt Rassen wie *biennis Etna* (New York) und *biennis Lanoraie* (Kanada) angehören, können wir als wahrscheinlich annehmen.

Preer spricht in diesem Zusammenhang (S. 155) von *gaudens*, nicht von *rubens*. Wie ich mir die Entstehung des *gaudens* der *Lamarckiana* aus *rubens* der *biennis* denke, und wie die Entstehung von *velans* aus einem *hHookeri*-artigen Komplex, habe ich früher (R. 1942, S. 183, 187) auseinandergesetzt. Ob *rubens* den homozygotisch letal wirkenden, aber wie es scheint bei heterozygotischem Vorhandensein irgendwie fördernden Rotnervfaktor (vgl. R. 1942, S. 186ff.) erst in Europa erworben hat, wissen wir auch noch nicht. Für die Blutsverwandtschaft von *rubens* und *gaudens* spricht u. a. der gemeinsame Besitz des rezessiven *nanella*-Faktors, dem auch eine positive Funktion zuzukommen scheint (R. 1942, S. 190).

Als einzige in Europa eingebürgerte Art, die sich gegenüber der amerikanischen Stammform kaum verändert hat, erscheint bis jetzt *Oe. syrticola*, die von Sunbury in Pennsylvanien stammen könnte (Cleland u. Hammond, S. 66; Geckler, S. 206).

Selbstverständlich war an dem Zustandekommen der amerikanischen Sippenmannigfaltigkeit auch Kreuzung beteiligt; Cleland spricht

mehrfach davon. Wir in Europa sind in der günstigen Lage, der Entstehung neuer Arten durch Kreuzung als Zeitgenossen beiwohnen zu können, weil für die Oenotheren Europa die Neue Welt ist.

Zusammenfassung

Neu beschrieben werden *Oenothera biennis* var. *angustifolia* von Mannheim und die heterogame *Oe. nuda* aus dem Bas Dauphiné.

Eine im Gebiet der oberen Loire eingebürgerte Form der *strigosa*-Gruppe wird als der *Oe. hungarica* Borb. *(Oe. Bauri* Boedijn*)* nahestehend, wenn nicht mit ihr identisch erkannt.

Zur Kenntnis von *Oe. parviflora* L., *ammophila* Focke, *syrticola* Bartlett, *rubricuspis*, *nova von Zinna*, sowie der synthetischen Arten *albipercurva*, *Issleri* (= *rubicurva*), *Hölscheri* (= *rubiundata*) wird einiges Neue beigebracht.

Aus *Oe. nova von Zinna (quaerens · paravelans)* geht viel häufiger als aus *Oe. Lamarckiana* eine Translokationsmutante vom *rubrisepala*-Typus hervor. Auch in der Nachkommenschaft der *(biennis* × *Zinna) albiparavelutina* ist eine *rubrisepala* entstanden, wie sie bei *(biennis* × *Lamarckiana) albivelutina* noch nie beobachtet worden ist.

Oe. nova von Zinna ist nicht, wie bisher vermutet, identisch mit *Oe. erythrosepala* Borb. (die zu *Lamarckiana* gehört) und wird in Zukunft als *Oe. coronifera* bezeichnet werden.

Die Entstehung neuer Arten durch Kreuzung wird wieder erörtert.

Auf die verschiedene Lage der Taxonomie der Oenotheren in Europa und in den Vereinigten Staaten wird hingewiesen.

Die Chromosomenformeln der europäischen Komplexe werden mit denen der nächststehenden amerikanischen verglichen.

Literatur.

Baerecke, Maria-Luise: Zur Genetik und Cytologie von Oenothera ammophila usw. Flora (Jena) **138**, 57—92 (1944). — Borbás, V. de: Az Oenothera hazánkban (in Hungaria). Magyar bot. Lapok (Ung. bot. Blätter) **2**, 243—248 (1903). — Catcheside, D. G.: Structural analysis of Oenothera complexes. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **128**, 509—535 (1940). — Cleland, R. E.: The problem of species in Oenothera. Amer. Naturalist **78**, 5—28 (1944). — Phylogenetic relationships in Oenothera. Hereditas (Lund) Suppl. **1949**, 173—188. — Studies in Oenothera phylogeny and cytogenetics. Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. No 16, S. 1—348, 1950. — Evolution of the North American Euoenotheras. The Strigosas. Proc. Amer. Philos. Soc. **98**, 189—203 (1954). — Cleland, R. E., and B. L. Hammond: Analysis of segmental arrangements in certain races of Oenothera. Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. No 16, S. 10—71, 1950. — Deschatres, R.: Une espèce adventice nouvelle des vallées de l'Allier et de la Loire: Oenothera strigosa (Rydb.) Mackenzie et Busch. Bull. Soc. bot. France **101**, 348—350 (1954). Fournier, P.: Les Quatre Flores de la France. Paris 1946. — Hoeppener, E., u. O. Renner: Genetische und zytologische Oenotherenstudien. I. Zur Kenntnis der Oe. ammophila Focke. Z. Abstammgslehre **49**, 1—25 (1928). — Jávorka, S.:

Magyar Flora (Flora Hungarica). Budapest 1925. — Iconographia Florae Hungaricae. Budapest 1934. — Klebahn, H.: Weitere Beobachtungen über Onotheren aus Nordwestdeutschland. Z. Abstammgslehre **39**, 8—30 (1925). — Kowalewicz, Rose: Entwicklungsgeschichtliche Studien an normalen und cruciaten Blüten von Epilobium und Oenothera. Planta (Berl.) (im Druck). — Mickan, M.: Zur Kenntnis der Oenothera argillicola Mackenzie. Flora (Jena) **130**, 1—20 (1935). — Nilsson, Heribert: Synthetische Artbildung. Lund 1953. — Oehlkers, F.: Vererbungsversuche an Oenotheren. II. Z. Abstammgslehre **31**, 201—260 (1923). — Renner, O.: Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Onotheren. Bibl. genet. **9**, 1—168 (1925). — Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora (Jena) **131**, 182—226 (1937). — Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Fedde Repert. Beih. **100**, 94—105 (1938). — Kurze Mitteilungen über Oenotheren. IV. Flora (Jena) **134**, 145—158 (1940a). — Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von Oenothera Lamarckiana. Flora (Jena) **134**, 257—310 (1940b). — Über das crossing-over bei Oenothera. Flora (Jena) **136**, 117—214 (1942a). — Europäische Wildarten von Oenothera. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 448—466 (1942b). — Kurze Mitteilungen über Oenothera. V. Flora (Jena) **136**, 325—334 (1943a). — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren. II. Die Translokationshomozygoten. Z. Bot. **39**, 49—105 (1943b). — Europäische Wildarten von Oenothera. II. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 129—138 (1950). — Rouy, G., et E.-G. Camus: Flore de France, Bd. 7. Paris 1901. — Rudloff, C. F.: Oenothera pachycarpa Renner. Genetische und cytologische Untersuchungen. Gartenbauwiss. **3**, 499 bis 526 (1930). — Schötz, F.: Über Plastidenkonkurrenz bei Oenothera. Planta (Berl.) **43**, 182—240 (1953). — Soó, R.: Systematisch-nomenklatorische Angaben und Beobachtungen zur Flora Ungarns. Acta biol. Acad. Sci. hungar. **3**, 221—245 (1952). — Stötzer, Waldtraut: Vergleichende anatomische Untersuchungen an Oenothera-Arten und -Bastarden. Diss. Jena 1949. — Stomps, Th.: Kleistogamie als mendelndes Merkmal. Rec. Trav. bot. néerl. **41**, 118—130 (1948). — Die Niederländischen Oenothera-Arten. Rec. Trav. bot. néerl. **41**, 131—144 (1948). — Stubbe, W.: Genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von Oenothera suaveolens. Z. Abstammgslehre **85**, 180—209 (1953). — Tischler, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. s'Gravenhage 1950. — Vries, H. de: Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. — Mutations of Oenothera suaveolens Desf. Genetics **3**, 1—26 (1918). — Opera e periodicis collata **7**, 242—265 (1927).

Nachtrag. Geckler, Lucie-Blair H.: The cytogenetics and phylogenetic relations of certain races of Euoenothera from Northwestern North America. In Cleland 1950, S. 160—217. — Preer, Louise B.: A cytogenetic study of certain broad-leaved races of Oenothera. In Cleland 1950, S. 82—159.

Prof. Dr. O. Renner, München 38,
Botanisches Institut der Universität, Menzinger Straße 67.

Planta, Bd. 47, S. 255—298 (1956)

BEITRÄGE ZUR FRAGE DER BIOGENESE SEKUNDÄRER STOFFWECHSELPRODUKTE DARGESTELLT AN MENTHA PIPERITA L. UND AN FAGOPYRUMARTEN

Von

ERNST-DIETRICH AHLGRIMM

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. März 1956)

I. Einleitung

Als sekundäre Stoffwechselprodukte wird die große Zahl verschiedener in den Pflanzen aufgefundener, nicht unmittelbar zum Kohlenhydrat- und Eiweißstoffwechsel in Verbindung stehender chemischer Verbindungen bezeichnet, die unter Sammelbegriffen wie „Ätherische Öle", „Glykoside", „Alkaloide", usw. zusammengefaßt sind.

Über die Bildung dieser für die pharmazeutische Verwertung oft sehr bedeutungsvollen Substanzen ist noch wenig bekannt. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es daher, Beiträge zur Biogenese des ätherischen Öles von *Mentha piperita* L. und des Flavonolglykosids Rutin in *Fagopyrum sagittatum* GILIB. (syn. *Fagopyrum esculentum* MOENCH) und *Fagopyrum tartaricum* GÄRTNER zu liefern.

Darüber hinaus sollte geprüft werden, ob sich im biochemischen und physiologischen Stoffwechselgeschehen der Pflanzen, das zu chemisch so verschieden gebauten Verbindungen wie Rutin aus der Klasse der Flavonole und den Terpenen der ätherischen Öle führt, Zusammenhänge fänden.

II. Versuchsmethodik

Versuchsmaterial

Versuchspflanzen waren *Mentha piperita* L. (Mitcham Minze) als Vertreter der aromatischen Pflanzen und *Fagopyrum sagittatum* GILIB. und *Fagopyrum tartaricum* GÄRTN. als glykosidhaltige Pflanzen.

Die *Mentha*-Pflanzen entstammten verschiedenen Anbauplätzen. In den Jahren 1953 und 1954 war das Untersuchungsmaterial infolge der ungünstigen feuchten Witterung teilweise recht unregelmäßig und wurde besonders im Herbst von Rost befallen. Erkrankte Blätter wurden jedoch soweit als möglich von der Ernte ausgeschlossen. Außerdem kamen im Sommer 1954 die Pflanzen nicht zur Blüte, und es wurden auch fast keine Knospen angelegt. 1955 standen ausschließlich gesunde, kräftige Pflanzen zur Verfügung.

Es wurden stets frische Pflanzen destilliert.

Allerdings verstrich zwischen dem Schneiden und Aufarbeiten der Pflanzen immer eine gewisse Zeit, die jedoch höchstens eine Stunde

betrug. Als Bezugsgröße diente bei allen *Mentha*-Untersuchungen das Frischgewicht.

Für die Untersuchungen der *Fagopyrumarten* wurden ausschließlich Gewächshauspflanzen benutzt, die jeweils in frischer Komposterde herangezogen wurden. Die Vegetationsdauer der Pflanzen betrug bei Frühjahrsaussaaten 2—$2^1/_2$ Monate, bei Sommeraussaaten etwas weniger. Die Pflanzen wuchsen im Gewächshaus mit sehr übersichtlichem Sproßaufbau. *Fagopyrum sagittatum* legte dabei bis zum Erscheinen der Blütenknospen drei Blätter, *Fagopyrum tartaricum* sechs Blätter an, wobei Verzweigungen nur selten auftraten. Wichen einige Pflanzen von dieser Norm ab, wurden sie bei der Ernte verworfen.

Unter einer Inflorescenz ist im folgenden die Gesamtheit der pro Blütenstand abgerebbelten Blüten zu verstehen. Ihre Zahl pro Infloreszenz ist nicht konstant. Da aber für eine Analyse immer über hundert Blütenstände zur Untersuchung kamen und damit ein gleichmäßiger Durchschnitt weitgehend angenommen werden konnte, wurden die Werte der „Infloreszenzen" mit in die Tabellen aufgenommen.

Die einzelnen Organe der geernteten Pflanzen wurden sofort getrennt und zur Analyse sowohl gewogen als auch gezählt. Dadurch war es möglich, die Ergebnisse einmal auf Frischgewicht, zum anderen auf Anzahl Pflanzenorgane zu berechnen. Die Ernte wurde bei allen Versuchen einheitlich auf 10^{00} Uhr festgesetzt, wodurch tageszeitliche Schwankungen im Flavonolgehalt, von denen ESDORN und NÖLL 1955 berichten, ausgeschaltet wurden.

Nach HÖRHAMMER und HÄNSEL 1954 enthält *Fagopyrum sagittatum* als Hauptglykosid Rutin (Quercetin-3-rutinosid) und als Nebenglykoside Hyperosid (Quercetin-3-galaktosid), Quercitrin (Quercetin-3-rhamnosid) sowie ein noch unbekanntes Glykosid. *Fagopyrum tartaricum* enthält als Hauptglykosid ebenfalls Rutin, als Nebenglykoside Hyperosid und das eben schon erwähnte unbekannte Glykosid. Dazu fanden die Autoren im tartarischen Buchweizen noch das Aglykon Quercetin. Nach der Arbeit von TROYER 1955, auf die später noch näher eingegangen wird, enthält *Fagopyrum sagittatum* noch eine Anzahl weiterer Flavone bzw. Flavonole.

Gewinnung des ätherischen Öles

Für die Gewinnung des ätherischen Öles aus der Pflanze kommt in der Regel im Laboratorium nur die Destillation in Frage. Nach GUENTHER 1948 kann man drei verschiedene Methoden unterscheiden: die Wasserdestillation, die Wasser- und Dampfdestillation und die Dampfdestillation. Je nach Art der Methode wird ein anderes Destillat gewonnen. Nach MORITZ 1940 bestehen aber hinsichtlich der quantitativen Ausbeute zwischen Wasserdestillation und Wasser- und Dampfdestillation keine wesentlichen Unterschiede.

Tabelle 1. *Mentha piperita 1953. Einfluß der Destillationsart auf den Öl- und Estergehalt*

Ernte	Material	Wasserdestillation		Wasser- und Dampfdestillation	
		Öl %	Mentholester %	Öl %	Mentholester %
20. 8.	Bot. Garten einen Tag angewelkt	0,73	3,42	0,73	3,35
22. 8.	Bot. Garten frisch	0,65	4,45	0,65	3,70
27. 8.	Bot. Garten frisch	0,60	7,53	0,60	7,57
1. 9.	Bot. Garten frisch	0,45	5,12	0,45	4,55
11. 9.	Apothekenware lufttrocken	1,10	3,00	1,10	2,75

Nach der Literatur ergeben sich Differenzen vor allem hinsichtlich der qualitativen Ausbeute. Es kommt allgemein durch den Destillationsvorgang zu chemischen Umlagerungen (Moritz 1953), so z. B. zu Polymerisationen und Verharzungen (Leimbach-Bournot 1951). Auf die Verseifung der Ester besonders bei der Wasserdestillation, hervorgerufen durch die innige Berührung mit dem Wasser, wird immer wieder hingewiesen (Simon bei Moritz 1938, Naves und Cortesi 1946, Guenther 1948, Leimbach-Bournot 1951, Hackforth-Jones 1951 und Moritz 1953).

Tabelle 2. *Mentha piperita. Einfluß der Destillationsdauer auf die Zusammensetzung des ätherischen Öles.*

Zwei Jahre gelagertes Kraut einer Pfefferminze mit sehr hohem Estergehalt in einer Dampfdestillationsanlage in Angola destilliert

Ölbestandteile	Destillationszeit 30 min	Destillationszeit 120 min
Mentholester .	60,65%	51,58%
Menthol. . . .	14,58%	21,82%
Gesamtmenthol	62,36%	62,46%
Menthon . . .	2,17%	2,35%

Zur Prüfung dieser Aussage wurden mit *Mentha piperita* einige vergleichende Untersuchungen angestellt. Vom gleichen Blattmaterial wurde ein Teil in dem unten beschriebenen Apparat der Wasserdestillation, der andere Teil in dem von Kalitzki 1954 beschriebenen Apparat (ohne den Dampfentwickler) der Wasser- und Dampfdestillation unterworfen (Tabelle 1).

Wie man sieht, sind die Ölausbeuten gleich groß. Die Estergehalte der Öle sind entgegen den Literaturangaben bei der Wasser- und Dampfdestillation nicht größer als bei der Wasserdestillation, eher kleiner. Daß aber durch den Destillationsvorgang eine Verseifung der Ester eintritt, steht außer Zweifel, und zwar ist die Hydrolyse um so größer, je länger destilliert wird. Der Gehalt an freiem Menthol nimmt dabei in dem Maße zu, wie Mentholester hydrolysiert wird. (Tabelle 2).

Deshalb wurde für die Untersuchungen dieser Arbeit die Wasserdestillation gewählt, da sie sich hinsichtlich Apparatur und Arbeitsweise einfacher gestalten läßt als die Wasser- und Dampfdestillation.

Eine Abbildung der verwendeten Destillationsapparate, die dem Mikroapparat von Moritz nachgebaut waren (ohne die Dampfdestillationseinrichtung und in Dimensionen, die Mengen von 200,0 g Frischdroge angepaßt waren), befindet sich in der Arbeit von Ihloff 1955. Statt des einfachen Auslaufhahnes unterhalb der Auffangbürette war ein Dreiweghahn eingebaut, wie ihn schon Fischer und Resch 1952 empfehlen und den auch Stahl 1952a und Matthias 1953 für ihre Apparaturen verwendet haben.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß die benutzten Apparate keine Kapillarbüretten, sondern Normalbüretten mit 0,1 cm^3-Einteilung besaßen. Dadurch war die Ablesung der Ölvolumen nicht so exakt möglich wie bei den Mikroapparaten, obwohl die Ölausbeute entsprechend der Drogenmenge größer war. Angaben über Ölmengen finden in den Tabellen dieser Arbeit deshalb auch nur dann Aufnahme, wenn die Unterschiede bei den Versuchen so groß waren, daß sie Fehlablesungen ausschlossen.

Die *Menthablätter* kamen unzerkleinert zur Destillation. Schon 1938 zeigte Moritz, daß Drogen mit oberflächlich gelegenen Öldrüsen im Gegensatz zu Drogen, deren Ölbehälter im Gewebe liegen, unzerkleinert destilliert werden können. Diese Feststellung wurde durch Arbeiten anderer Autoren erhärtet. Es ist daher bedauerlich, daß Bauermeister und Hagenström 1955, ohne die vorliegende Literatur zu berücksichtigen, neuerdings fordern, daß nur unzerkleinerte Drogen zur Destillation kommen sollen. Auch spielt nach Moritz die Wassermenge im Destillationskolben keine so entscheidende Rolle, daß man den Wassergehalt der Droge bei der Einwaage berücksichtigen müßte, wie es Hagenström 1955 angibt. In vorliegender Arbeit wurde die Menge der Destillationsflüssigkeit stets so bemessen, daß die gesamte Droge im Kolben bedeckt war.

Die Destillationsdauer betrug durchweg eine Stunde. Das gewonnene Öl wurde, kam es nicht gleich zur Untersuchung, in Ampullen über getrocknetem Natriumsulfat eingeschmolzen und im Kühlschrank im Dunkeln bis zur Untersuchung aufbewahrt.

Chemische Untersuchung des ätherischen Öles

Bei den in dieser Arbeit durchgeführten Analysen wurden nur die Hauptbestandteile des *Menthaöles* bestimmt, verestertes Menthol und vor allem freies Menthol und Menthon. Es kamen Bestimmungsmethoden zur Anwendung, die bei kleinen Einwaagen und geringem Zeitaufwand gute Werte lieferten.

Mentholester wurde in der von MATTHIAS beschriebenen Art bestimmt. Es handelt sich hierbei um eine Verseifung der Ester mit n-propylalkoholischer KOH, die in einer zugeschmolzenen Ampulle durchgeführt wird, und anschließender Titration der überschüssigen Kalilauge.

Ein Vergleich mit der von KALITZKI 1954 beschriebenen Methode, bei der die Verseifung am Rückflußkühler durchgeführt wird, ergab übereinstimmende Werte (siehe nebenstehende Tabelle).

	Nach KALITZKI	Nach MATTHIAS	
Menthylacetat	4,97 %	4,97 %	5,04 %

Freies Menthol wurde mit einem Essigsäureanhydrid-Pyridin-Gemisch verestert und durch Titration der überschüssigen Essigsäure bestimmt. In neuerer Zeit wurde diese Methode sowohl von MATTHIAS als auch von KALITZKI beschrieben. Während aber KALITZKI noch 0,1 g Öleinwaage benutzt, arbeitet MATTHIAS mit dem gleichen Erfolg mit 0,07 g. Bei den Analysen dieser Arbeit wurde die kleinere Einwaage von MATTHIAS übernommen, jedoch die Ampullen, in denen die Acetylierung durchgeführt wird, nicht im Wasserbad, sondern wie bei KALITZKI im Xylolbad gekocht. Dadurch verkürzt sich die Zeit des Erhitzens von 150 min auf 30 min. Vergleichende Analysen Wasserbad-Xylolbad zeigten übereinstimmende Werte (s. nebenstehende Tabelle).

Kochzeit:	30 min (Xylolbad)	150 min (Wasserbad)
a	50,25 %	49,36 %
b	51,04 %	51,27 %

Menthon wurde mit der Hydroxylaminchlorhydrat-Methode bestimmt. Das Hydroxylamin reagiert mit der Ketogruppe des Menthons zu Oxim. Mit alkoholischer KOH wird die dabei freiwerdende HCl titriert.

Während KALITZKI 0,1 g Öleinwaage benutzte, MATTHIAS 0,08 g vorschlug, wurde in eigenen Versuchen festgestellt, daß auch noch kleinere Einwaagen genaue Werte liefern. Im allgemeinen wurde daher eine Einwaage zwischen 60 und 70 mg benutzt.

Tabelle 3. *Mentha piperita. Menthonergebnisse bei verschieden großen Einwaagen*

	Öleinwaage g	Menthon %
a	0,1046	19,94
	0,0738	19,02
b	0,0761	14,59
	0,0589	14,55
c	0,0748	25,81
	0,0448	25,66
d	0,0721	21,23
	0,0233	21,37

1954 beschrieb LEMLI eine Bestimmungsmethode für Menthon, freies und verestertes Menthol sowie Menthofuran auf photometrischer Grundlage. Die rote Farbe des 2,4-Dinitrophenylhydrazons, die sich bei der Reaktion des Menthons mit dem 2,4-Dinitrophenylhydrazin bildet, wurde vom Verfasser zur Photometrie benutzt. Um freies Menthol zu bestimmen, wird es zunächst nach BECKMANN zu Menthon oxydiert, verestertes Menthol muß verseift und oxydiert werden, um ebenfalls als Menthon erfaßt zu werden.

Ein Vergleich der Methode LEMLI, deren Beschreibung sich bei AHLGRIMM 1955b findet, mit der des Verfassers ergab folgendes:

Die Methode LEMLI kommt mit sehr kleinen Einwaagen aus, ein Vorteil, der nicht hoch genug gewertet werden kann. Sie ist als Reihenmethode zu verwenden, benötigt aber einen größeren Arbeitsaufwand als die in dieser Arbeit benutzte Methode. Da der Analysengang komplizierter ist, sind auch die Fehlermöglichkeiten größer. Der Aufwand an Reagenzien ist nicht klein, zumal die 2,4-Dinitrophenylhydrazinlösung nicht älter als ein bis zwei Wochen (LAPIN und CLARK 1951) sein soll. Aus der beschriebenen Oxydationslösung fällt außerdem nach Abkühlung Kaliumdichromat aus. Man muß ungefähr über den Gehalt an Menthon, freiem Menthol und Estermenthol orientiert sein, um die Öllösung so zu verdünnen, daß man im Meßbereich des Photometers bleibt. Von Nachteil ist es ferner, daß sich ein Wert der Ölgesamtanalyse aus dem anderen errechnet. Zum Beispiel bedingt ein fehlerhafter Menthonwert einen unrichtigen Menthol- und Estermentholwert, eine Abweichung bei der Menthonbestimmung zieht sich also durch die ganze Analyse.

Die Werte, einmal nach der Methode LEMLI, das andere Mal nach der in dieser Arbeit benutzten Methode ermittelt, waren praktisch gleich.

Bestimmung der Flavonole

Die Extraktion der Flavonole aus den *Fagopyrumpflanzen*, die papierchromatographische Isolierung des Rutins, sowie seine quantitative, photometrische Bestimmung wurden in der von NÖLL 1955 beschriebenen Art durchgeführt.

Da für die Untersuchungen des Flavonolgehaltes verschiedener Inserierungen sehr gleichmäßiges Material immer nur in kleineren Mengen vorhanden war, wurde die Einwaage von 10,0 g auf 5,0 g und weniger pro Analyse herabgesetzt, dafür aber auf die Rundfilter nicht wie bei NÖLL 0,2—0,5 cm^3 Extrakt, sondern regelmäßig 1 cm^3 aufgetragen. Da der eingeschaltete papierchromatographische Arbeitsgang lediglich die Aufgabe hat, die Trennung des Rutins von den anderen Extraktinhaltsstoffen zu ermöglichen, und trotz der großen Menge aufgesetzten Extraktes die Rutinzone immer schmal und isoliert auf dem Papier war, konnte auf diese Weise die kleinere Einwaage kompensiert werden. In einigen wenigen Fällen, bei denen sich nur ein sehr geringer Rutinanteil fand, wurde außerdem bei der photometrischen Messung statt einer 1 cm-Küvette eine 2 cm-Küvette benutzt und die abgelesene Extinktion auf 1 cm-Küvette umgerechnet.

Der in dieser Arbeit gebrauchte Begriff „Gesamtflavonol" bedarf einer Erklärung. Gemeint ist damit der Wert, als Rutin berechnet, der auf Grund der Färbung ermittelt wird, die bei der Zugabe von Zirkon-

oxychlorid zum methanolverdünnten Pflanzenextrakt auftritt. Da bezüglich der Flavonole alle auf Komplexbildung beruhenden Farbreaktionen nicht streng spezifisch sind (HÖRHAMMER und HÄNSEL 1951 b), muß dahingestellt bleiben, ob die Färbung des Extraktes nach Zugabe von Zirkonoxychlorid lediglich durch Flavonole bedingt ist.

Bestimmung der Peroxydaseaktivität

„Da das Wesen der Enzyme in ihrer katalytischen Eigenschaft liegt, ist der angemessene Ausdruck des Wertes eines Fermentpräparates die Geschwindigkeit der katalysierten Reaktion" (MORITZ 1953).

Die Geschwindigkeit der Reaktion oder die Menge des Reaktionsproduktes in der Zeiteinheit werden auch bei quantitativen Peroxydasebestimmungen als Maß herangezogen.

Die erste Wertbestimmung für Peroxydasepräparate entwickelten WILLSTÄTTER und STOLL 1918 nach einem Prinzip, das zuerst von BACH und CHODAT 1904 beschrieben wurde. Durch Peroxydase und Wasserstoffsuperoxyd wird unter festgelegten Bedingungen das aus Pyrogallol entstandene Purpurogallin colorimetrisch gemessen und in Purpurogallin-Einheiten (PZ) angegeben. Neben dieser in der Folgezeit noch verbesserten Methode sind die in der Zusammenfassung von MAEHLY 1949 aufgezählten Bestimmungen zu erwähnen: DERX arbeitete 1942 mit o-Toluidin und Ascorbinsäure und maß die Zeit bis zum Auftreten einer Farbe nach Zusatz des Peroxydasepräparates, CHANCE benutzte 1943 als O-Acceptor statt Pyrogallol Leukomalachitgrün und WALLERSTEIN, ALBA, HALE und LEVY 1947 o-Phenylendiamin. Nach der Methode DERX entwickelte PURR 1950 eine Bestimmung und DIEMAIR und HÄUSSER 1941 a beschrieben eine Methode, bei welcher der Leukofarbstoff des 2,6-Dichlorphenol-Indophenols als O-Acceptor fungiert. Mit der Verbesserung von HERRLINGER und KIERMEIER 1944 wurde diese Methode für die Peroxydasebestimmungen vorliegender Arbeit benutzt.

2,6-Dichlorphenol-Indophenol wird mit l-Ascorbinsäure in die entsprechende Leukoverbindung überführt. Zu dieser Lösung werden das zu untersuchende Material und Wasserstoffsuperoxyd gegeben. Je nach Peroxydaseaktivität bildet sich nun der Farbstoff zurück. Nach $^1/_2$ min wird die Reaktion mit angesäuertem Äther unterbrochen und der mit Äther ausgeschüttelte Farbstoff im Photometer gemessen (FZ-Einheiten).

Vorbereitung des pflanzlichen Materials: Schon WILLSTÄTTER und STOLL 1918 wiesen darauf hin, daß es nötig sei, pflanzliches Material sehr fein zu verreiben und Suspensionen zu Bestimmungen zu verwenden, da die Peroxydase adsorptiv im zerkleinerten Pflanzengut festgehalten werde. HOFMANN und LATZKO 1954 schlugen vor, den Ansätzen Glycerin hinzuzufügen, da es dabei auf Grund der osmotischen

Verhältnisse zu einer besseren Lösung der Fermente kommen soll. Wie von Hörhammer und Hänsel 1951a beschrieben, wurde jeweils 1,0 g (Frischgewicht) Droge im Porzellanmörser mit 1,0 g Seesand (Merck) zerrieben und mit 50 cm^3 destilliertem Wasser drei Stunden in verschlossenem Kölbchen stehen gelassen. 2 cm^3 der zuvor gut geschüttelten Suspension kamen zur Bestimmung.

Die Fehlergrenze der Bestimmungen lag bei $\pm 5\%$. Stellten sich bei den Parallelanalysen größere Abweichungen ein, wurde eine dritte Untersuchung durchgeführt.

III. Eigene Versuche

Mentha piperita L.

Gehalt und Zusammensetzung des Öles der Organe verschiedener Inserierungen

Der Gehalt an ätherischem Öl in den verschiedenen Blattorganen ist nicht konstant. Esdorn und Bruns-Runge zeigten 1949 an *Ocimum canum* S., daß die jüngeren Blätter einen wesentlich höheren Ölgehalt haben als die älteren, und aus den Untersuchungen Tucakovs 1955 an *Salvia officinalis* kann man das gleiche entnehmen. Für *Mentha piperita* liegen Untersuchungen der einzelnen Organe von Weiling 1951, Brückner 1953 und in besonders ausführlicher Weise von Lemli 1955 vor. Unabhängig von Lemli kam kürzlich Grahle 1955 an *Minzblättern* zu den gleichen Ergebnissen.

Das ätherische Öl wird in den subcuticulären Räumen der Drüsenhaare gespeichert, die aber keineswegs gleichmäßig über die ganze Pflanze verteilt sind. So besitzt der Stengel im Vergleich mit den Blättern wenig Drüsen, und die Blätter haben je nach Alter und Entwicklungsstadium eine verschieden große Anzahl von Öldrüsen. Tschirch und Österle stellten schon 1900 fest, daß jüngere Blätter im Verhältnis zu ihrem Gewicht reicher an Öldrüsen seien als ältere. Dabei eilt die Ausbildung der Drüsenhaare der übrigen Blattdifferenzierung stark voraus (Weiling).

Nun ergibt sich aber die Frage, ob in den älteren, unteren, mit weniger Öldrüsen behafteten Blättern tatsächlich eine geringere Menge Öl enthalten ist als in den jungen, oberen, oder ob die Ergebnisse lediglich auf die Wahl der Bezugsgröße zurückzuführen sind.

Die Arbeiten Lemlis und Grahles geben unabhängig voneinander eine überzeugende Antwort. Die Menge Öl pro Blatt steigt mit der Höhe der Inserierung. Für den Anstieg ist die steigende Zahl von Öldrüsen pro Blatt und ihre bessere Füllung verantwortlich. Interessanterweise aber wird die größte Ölmenge nicht von der höchsten (14.), sondern etwa von der 8.—11. Inserierung erreicht. In den höchsten Inserierungen ist die Zahl der Öldrüsen wieder vermindert und auch ihre Füllung nicht mehr maximal.

Scheinbar widersprechen diese Ergebnisse den Untersuchungen, die für die jüngsten Organe den höchsten Ölgehalt angeben, wie es z. B. Brückner 1953 für *Mentha piperita* tat. Doch abgesehen davon, daß bis auf Lemli und Grahle alle anderen Autoren nicht einzelne Blattwirtel, sondern ganze Sproßabschnitte untersuchten, zeigte Grahle bei Anwendung der Bezugsgröße „Blattgewicht", daß sie dann ebenfalls in der höchsten Inserierung den größten Ölgehalt fand.

Weiter entnimmt man der Arbeit Grahles, daß die Ölmenge jedes Wirtels nicht konstant ist, sondern während seiner Entwicklung einem Maximum zustrebt, das im allgemeinen im Knospenstadium erreicht ist, um dann wieder zu fallen. Diese Ergebnisse finden eine Parallele in eigenen Flavonoluntersuchungen, über die später noch eingehend berichtet werden wird. Der von vielen Autoren beschriebene jahreszeitliche Rhythmus der Ölmengen ist also die Summe der Ölgehalte der einzelnen Organe während ihres jeweiligen Entwicklungsstadiums.

Nach Kalitzki 1954 und anderen bei ihr genannten Autoren ist auch in der Ölzusammensetzung ein charakteristischer Rhythmus im Laufe der Vegetation festzustellen. Es lag nahe, zu vermuten, daß es sich hierbei ebenfalls um eine Resultante aus den verschiedenen Organen handelt.

Zur Klärung dieser Frage wurden in eigenen Versuchen Öle, die aus Blattgruppen verschiedener Insertionshöhen stammten, auf ihre Zusammensetzung hin untersucht. Die schon mehrfach zitierte Arbeit von Lemli, in der er sich gleichfalls mit der Zusammensetzung der Öle in den verschiedenen Inserierungen beschäftigte, erschien Anfang Juni 1955, kurz vor Abschluß der eigenen Untersuchungen.

In den Jahren 1954 und 1955 wurden verschiedene Herkünfte geprüft. Dabei konnten jedoch aus Mangel an gleichmäßigem Material nicht Öle einzelner Inserierungen untersucht werden, zumal *Mentha piperita* innerhalb der gleichen Anzucht einen weitaus unregelmäßigeren Sproßaufbau besitzt als beispielsweise *Fagopyrum sagittatum*. Man mußte sich daher darauf beschränken, jeweils Gruppen von „unteren" und „oberen" Blättern zu bilden, wobei aus Tabelle 4 ersichtlich ist, welche Inserierungen damit gemeint sind. Dabei war es zuweilen schwierig, die einzelnen Inserierungen auseinander zu halten, so daß z. B. bei einer Pflanze der 4. Wirtel den „unteren" Blättern zugeordnet wurde, während bei einer anderen Pflanze der 4. Wirtel schon zu den „oberen" Blättern zählte. Man kann also die Ergebnisse zu den quantitativen Werten Grahles und Lemlis nicht direkt in Beziehung setzen.

Wie man aus der Tabelle 4 entnehmen kann, sind die Unterschiede im *Ölgehalt* zwischen „unteren" und „oberen" Blättern sehr beachtlich. So enthalten die „oberen" Blätter bis maximal 270% mehr Öl als die „unteren". Der Ölgehalt der „oberen" Blätter aber wird noch bedeutend

Tabelle 4. *Mentha piperita 1955. Gehalt und Zusammensetzung des ätherischen Öles in den Organen verschiedener Inserierungen*

Ernte	Entwicklungsstadium	„Untere Blätter"					„Obere Blätter"					Knospen bzw. Blüten			
		Inserierung	Öl %	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon	Inserierung	Öl %	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon	Öl %	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon
14. 6.[1]	5—6 Blattwirtel	1.—3.	0,14	—	9,25	—	4.— 6.	0,40	34,21	46,40	80,61				
27. 6.	6—8 Blattwirtel	1.—4.	0,15	72,41	6,15	78,56	4.— 8.	0,50	37,52	42,37	79,89				
20. 6.[2]	bis 8 Blattwirtel	1.—4.	0,16	66,14	11,20	77,54	4.— 8.	0,43	29,27	43,72	72,99				
11. 7.	bis 10 Blattwirtel	1.—7.	0,20	66,52	6,73	73,25	7.—10.	0,53	30,76	45,27	76,03				
20. 8.	beginnende Blüte	2.—8.	0,26	67,78	2,55	70,33	8.—13.	0,61	42,60	27,45	70,05	1,25	24,65	—	—
24. 8.	Vollblüte	2.—9.	0,41	54,92	3,33	58,25	9.—14.	0,81	64,78	4,62	69,40	1,31	36,62	25,64	62,26
2. 8.[3]	Knospenstadium	1.—5.	0,25	68,93	4,54	73,47	10.—14.	0,93	17,55	60,96	78,51	1,50	4,07	54,40	58,47

[1] Herkunft Zentralschulgarten Hmb-Alsterdorf. [2] Herkunft Bot. Garten Hamburg. [3] Herkunft Versuchsfeld Wulfsdorf.

von dem der Knospen- und Blütenstände übertroffen. Diese Angaben decken sich also mit den Angaben der Literatur, daß nämlich die jungen Organe einen höheren Ölgehalt als die älteren besitzen.

Betrachtet man nun, unter Berücksichtigung der verschiedenen Blattwirtelanteile, die Zusammensetzung der Öle beider Gruppen, so ergeben sich ebenfalls ganz beträchtliche Unterschiede.

Bis auf das Stadium der Vollblüte ist der *Mentholgehalt* bei allen drei Herkünften in den „unteren" Blättern höher als in den „oberen". Besonders groß sind die Unterschiede in den jüngsten Stadien (27. 6., 20. 6. und 2. 8.), in denen nur die ersten Inserierungen (bis zum 5. Wirtel) als „untere" Blätter benutzt wurden. Mit zunehmender Entwicklung der Pflanzen werden die Unterschiede geringer, um dann zur Zeit der Blüte ins Gegenteil umzuschlagen.

Die Differenzen im *Menthongehalt* sind wesentlich größer. Mit zunehmender Entwicklung, also mit dem Altern besonders der „unteren" Blätter, nehmen die Unterschiede noch zu. Am 2. 8. z. B. enthalten die „oberen" Blätter 13,2mal mehr Menthon als die „unteren". Aber auch hier ist festzustellen, daß zur Zeit der Vollblüte eine Umstimmung erfolgt. Während bei beginnender Blüte (20. 8.) das

Öl der „oberen" Blätter noch 10,5mal mehr Menthon als das der „unteren" enthielt, war bei fast gleichen Insertionsgruppen vier Tage später nur 1,4mal mehr Menthon vorhanden. Die Frage, ob der Befruchtungsvorgang und nicht der Blühvorgang die Umstimmung in der Zusammensetzung der Öle hervorruft, wie es Ihloff 1955 beim Dill eindeutig nachweisen konnte, muß bei der fast sterilen *Mentha piperita* offen bleiben.

Die Summe Menthol-Menthon, auf die später näher eingegangen wird, ist bis auf geringe Schwankungen in den jungen Stadien konstant, erniedrigt sich jedoch bei der Alterung etwas.

Von den Inflorescenzen standen leider nur so kleine Mengen zur Verfügung, daß eingehende Öluntersuchungen nicht durchgeführt werden konnten. Der Vollständigkeit halber haben die gefundenen Werte trotzdem Aufnahme in die Tabelle 4 gefunden. Besonders im Knospenöl fällt der geringe Mentholgehalt und der hohe Menthongehalt auf. Dabei muß berücksichtigt werden, daß nach Lemli der in den Knospen- und Blütenölen außergewöhnlich hohe Menthofurangehalt (23—27%, in den Blattölen dagegen maximal 2,9%) nach der Hydroxylaminmethode teilweise als Menthon mitbestimmt werden kann. Der Mentholwert steigt zur Blütezeit, während der Menthongehalt abnimmt. Die %-Summe Menthol-Menthon ist wesentlich kleiner als bei den entsprechenden Blattölen. Zählt man ihr aber den Menthofurangehalt hinzu, soll damit die Differenz zur Blattölsumme ausgeglichen sein (Lemli).

Die Untersuchungen des Jahres 1954 ergaben die gleichen Resultate. Es wird deshalb auf eine Wiedergabe der Ergebnisse verzichtet.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die niedersten Inserierungen, das sind also die ältesten Blätter, schon in frühen Stadien einen sehr hohen Mentholgehalt und einen recht niedrigen Menthonwert besitzen, während umgekehrt zur selben Zeit die jüngsten Blätter einen hohen Menthon- und einen kleinen Mentholgehalt haben. Obwohl in späteren Entwicklungsstadien immer höhere Inserierungen zu den „unteren" Blättern gezählt wurden (Versuchsreihen 11. 7. und 20. 8.), nimmt der hohe Mentholgehalt dieser Rubrik nicht ab, ein Zeichen dafür, daß das Öl der ehemals jungen Blätter inzwischen im Mentholgehalt zugenommen und im Menthongehalt abgenommen hat.

Ein Vergleich der eigenen Ergebnisse mit denen Lemlis ergibt völlige Übereinstimmung. Dabei muß hervorgehoben werden, daß das Maximum des Mentholgehaltes bei den niederen Inserierungen nicht erst zur Zeit der Knospenanlegung erreicht wird wie bei den Blättern höherer Inserierungen, sondern bereits Ende Juni. Im Verlauf dieser Arbeit wird später am Buchweizen gezeigt werden, daß auch hier das Primärblatt sein Flavonolmaximum schon zu einem früheren Zeitpunkt erreicht

als die übrigen Blätter, so daß man wohl annehmen darf, daß bei *Mentha piperita* die Verhältnisse ähnlich liegen.

Das Reaktionsvermögen der Blätter verschiedener Inserierungen

Nach Esdorn und Bruns-Runge 1949 ist die Bildung des ätherischen Öles in Organen mit der regsten Lebenstätigkeit am größten. Brückner 1953 findet in seinen Versuchen diese Ansicht bestätigt, und Schratz 1954 schreibt, daß der Anfall sekundärer Stoffe im Jugendstadium des Blattes der höchste sei.

Auch die Veränderungen der Ölzusammensetzung sind nach Esdorn 1954 nicht konstant, sondern in jüngeren Stadien größer als in den späteren. Betrachtet man daraufhin noch einmal die Tabelle 4, so sieht man, besonders bei Material aus dem Botanischen Garten, daß der Anstieg des Menthol- bzw. der Abfall des Menthongehaltes bei den „oberen", also jüngeren Blättern ungleich größer ist als bei den „unteren", d. h. also, daß bei der lebenden Pflanze in den jüngeren Organen die Veränderungen in der Zusammensetzung des Öles stärker als in den älteren Organen vor sich gehen. Aber auch bei welkenden und absterbenden Organen sind nach Kalitzki die Veränderungen in den Blättern junger Pflanzen immer größer als in den Blättern alter. Auch im folgenden Abschnitt dieser Arbeit kann gezeigt werden, daß in Bestätigung des Kalitzkischen Befundes die jüngeren Stadien beim Anwelken größere Veränderungen aufweisen als die älteren (Tabelle 7, 23. 6. und 27. 6. einerseits, 25. 7. andererseits).

Um diese Ergebnisse weiter auszubauen, und weil es sowohl in wissenschaftlicher als auch in technischer Hinsicht von Wichtigkeit ist, festzustellen, ob sich die verschieden starke Reaktionsfähigkeit der ganzen Pflanze aus dem Alter der Einzelorgane erklären läßt, wurden von Pflanzen gleichen Standortes und gleicher Entwicklung „obere" und „untere" Blätter getrennt geerntet und dem Anwelken unterworfen (Tabelle 5).

Die Versuche bringen eine Bestätigung der Untersuchungen Esdorns. Sowohl bei den „unteren" als auch bei den „oberen" Blättern ist beim Anwelken ein Ansteigen des Ölgehaltes in den ersten Tagen festzustellen. Die von Kalitzki beim Welken regelmäßig gefundene Zunahme des Mentholgehaltes und Abnahme des Menthongehaltes ist erwartungsgemäß bei den „oberen" Blättern auch zu finden. Die Veränderungen sind, berücksichtigt man, daß es sich hier nicht wie bei Kalitzki um den 2. Schnitt, sondern um die in der Entwicklung schon sehr fortgeschrittenen Pflanzen handelt, immerhin noch beachtlich. Dagegen findet in den „unteren" Blättern keine Zunahme des Mentholgehaltes statt, man sieht sogar eine kleine Abnahme, während Menthon noch deutlich in geringem Maße zunimmt.

Tabelle 5. *Mentha piperita 1954. Veränderung des Gehaltes und der Zusammensetzung des ätherischen Öles in Organen verschiedener Inserierungen beim Anwelken in Zimmertemperatur*

Erntedatum	Anwelkzeit	Untere Blätter				Obere Blätter			
		Öl %	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon	Öl %	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon
		2.—4. Inserierung				5.—8. Inserierung			
20. 8.	frisch	0,34	65,82	12,18	78,00	0,60	35,68	43,42	79,10
	1 Tag	0,35	65,55	12,26	77,81	0,67	36,57	42,73	79,30
	4 Tage	0,36	65,77	12,53	78,30	0,64	40,90	37,45	78,35
		2.—7. Inserierung				7.—10. Inserierung			
27. 8.	frisch	0,61	64,33	7,79	72,12	0,70	38,50	38,49	76,99
	3 Tage	0,64	63,79	7,88	71,67	0,75	40,13	37,40	77,53
		„mittlere und untere" Blätter				Blätter der Triebspitzen			
28. 9.	frisch	0,27	53,17	2,56	55,73	0,46	55,56	15,14	70,70
	3 Tage	0,26	51,62	3,60	55,22	0,48	58,51	12,66	71,17

Zusammenfassend ist also zu sagen, daß die festgestellte Veränderung der Zusammensetzung des Öles der „oberen" Blätter die Befunde von Kalitzki und Lemli bestätigt. Bei den „unteren" Blättern treten diese Veränderungen nur in geringem Maße auf, bzw. bezüglich des Mentholgehaltes beobachtet man hier sogar statt einer Zunahme eine Abnahme.

Man muß wohl annehmen, daß die Blätter älterer Pflanzen deswegen weniger stark auf das Anwelken ansprechen, weil bei ihnen der Anteil der Blätter, die nur noch der Assimilation und der Transpiration dienen (Schratz 1954), wesentlich größer ist als bei jungen Pflanzen.

Pflanzenphysiologische Versuche mit Pfefferminzblättern führen also nur dann zu eindeutig klaren Ergebnissen, wenn der Anteil der Blätter verschiedener Entwicklungsstadien bei den Vergleichsproben gleich groß ist und wenn außerdem der Anteil junger Blätter möglichst hoch ist. Es ist anzunehmen, daß dies nicht nur für *Mentha piperita* zutrifft, sondern daß ganz allgemein Änderungen in der chemischen Zusammensetzung der Pflanzenteile in jüngeren Organen besonders deutlich zum Ausdruck kommen.

Der Einfluß des Lichtes

„Das Licht ist vor allem der Faktor der Kohlensäureassimilation, des zentralen, ernährungsphysiologischen Vorgangs und hat deshalb eine sehr erhebliche ökologische Bedeutung. Von ökologischem Interesse sind auch die morphotischen und reizphysiologischen Wirkungen des Lichtes."

Mit diesem Absatz beginnt Lundegårdh 1954 sein Kapitel über den Lichtfaktor in dem er, gestützt auf eine sehr umfangreiche Literatur, die vielfältigen Einwirkungen des Lichtes auf den Lebensablauf der Pflanzen bespricht.

Bedenkt man, daß das Licht der Sonne physikalisch keine Strahlung einheitlicher Wellenlänge ist und daß die verschiedenen Wellenlängenbereiche durchaus unterschiedliche Wirkungen auf die Pflanzen ausüben, bedenkt man ferner, daß das Licht nicht nur in seiner Menge, sondern auch in seiner Intensität Schwankungen unterliegt, auf die die Pflanzen anzusprechen in der Lage sind, und bedenkt man schließlich, daß die Reaktionen der Organe auf eben genannte Faktoren außerordentlich mannigfaltig sind, so wird klar, mit welcher Vorsicht man an die Deutung von Lichtversuchen heranzugehen hat. Esdorn und Bruns-Runge wiesen 1949 bei Untersuchungen am Kampferbasilikum auf diese Schwierigkeiten hin und forderten, daß man sich zunächst Klarheit über den Ölgehalt während der Entwicklung in den verschiedenen Organen schaffen müsse, ehe man an so komplizierte, aus mehreren Faktoren zusammengesetzte Fragen, wie die der Licht- und Schattenwirkung, gehe.

Beschränkt man sich nur auf die Arbeiten, die sich mit dem Lichteinfluß bei der Bildung ätherischer Öle und seinem Einfluß auf die Zusammensetzung befassen, so stößt man auf Widersprüche, die sich wohl einmal aus dem eben Gesagten erklären lassen, zum anderen ihre Ursache — wenigstens was die Ölmenge anbetrifft — in der durch Lichteinfluß sich ändernden Bezugsgröße Frisch- oder Trockengewicht haben.

Aus der Tatsache, daß aromatische Pflanzen vor allem in den sonnigen Mittelmeerländern beheimatet sind, glaubt man im allgemeinen vermuten zu können, daß Licht einen günstigen Einfluß auf die Ölbildung habe (Bode 1940). In der Tat stellen auch eine ganze Anzahl von Autoren Ölvermehrungen unter Lichteinfluß fest. Henderson 1911 und Beketowski 1928 fanden mehr Öl in sonnengewachsener *Mentha* als in beschatteter. Für *Mentha piperita*, *Ocimum basilicum* und *Thymus vulgaris* kamen Schratz und Spaning 1943 zum gleichen Ergebnis und bestätigten damit Charabot und Lalone 1904/05. Bei *Salvia officinalis* ist die Zahl der Drüsenhaare nach Bode 1940 in der Sonne größer, und das gleiche Ergebnis teilte Weiling 1951 für *Mentha piperita* mit. Koelle konnte dies 1953 auch für Majoran bestätigen. Langstone und Leopold erkannten 1954 die Pfefferminze als Langtagpflanze und stellten fest, daß die Zahl der Drüsen an der Blattunterseite mit der Tageslänge zunimmt.

Im Gegensatz zu diesen Autoren stehen Lubimenko und Novikoff 1915 und Ponda 1933, die bei Basilikum mehr Öl in Schattenpflanzen als in Lichtpflanzen fanden, und Rabak 1917, der bei *Mentha*, im

Schatten oder in der Sonne gewachsen, keine Ölunterschiede feststellen konnte. Nach GUENTHER 1948 ist Schatten für einen guten Wuchs und Ölgehalt von *Elettaria cardamomum* wichtig. Bei Schafgarbe konnte STAHL 1952 b zwischen sonnen- und schattengewachsenen Pflanzen ebenfalls keine Ölunterschiede finden.

Auch die Zusammensetzung der Öle von Schatten- und Lichtpflanzen ist unterschiedlich. ESDORN und BRUNS-RUNGE fanden in der größeren Ölmenge des in der Sonne gewachsenen Kampferbasilikums weniger Kampfer als in den Schattenölen, der Proazulengehalt der Schafgarbe aber stieg nach STAHL im Sonnenlicht beachtlich. Für *Mentha piperita* liegen folgende Ergebnisse vor: Im sonnengewachsenen Öl fand RABAK mehr Menthol und Estermenthol als im schattengewachsenen. Zum gleichen Ergebnis kam auch SOBOLEWSKAJA 1928, die noch dazu einen höheren Menthongehalt im Öl beschatteter Pflanzen fand. Im Gegensatz hierzu stehen die Angaben RUSSELS 1925, der schatten- und lichtgewachsene Pfefferminzen im Blühstadium auf den Gesamtmentholgehalt hin untersuchte. Er fand in Schattenpflanzen mehr Menthol als in den Lichtpflanzen, wobei allerdings die Schattenpflanzen 22 Tage später als die Lichtpflanzen untersucht wurden, da sie um diese Zeitspanne später blühten.

Um zur Klärung der Widersprüche bei *Mentha* beizutragen, wurden Versuche mit verschieden starker Belichtung durchgeführt.

Im Versuchsjahr 1954 waren die Pflanzen sofort beim Auflaufen beschattet worden. Die Unterschiede zu den Kontrollpflanzen waren durch Vergeilung so beträchtlich, daß deswegen im Jahre 1955 eine andere Versuchsanordnung gewählt wurde. Die Pflanzen wurden erst beschattet, nachdem sie sieben Blattwirtel angelegt hatten. Jeweils nach einer Woche, vom Tage der Beschattung an gerechnet, wurde nun beschattetes und, als Blindprobe, unbeschattetes Material geerntet und untersucht. Die Beschattung wurde mit Laken aus grobem Sackleinen durchgeführt. Nach Messungen mit einem Luxmeter, die bei verschiedenen Witterungen vorgenommen wurden, erhielten die beschatteten Pflanzen im Durchschnitt 60% weniger Licht als die unbeschatteten. Zwar war auch jetzt bereits nach einer Woche Beschattung zu beobachten, daß die Schattenpflanzen im Vergleich zu den Lichtpflanzen in der Farbe etwas heller zu werden begannen, jedoch erreichte die Vergeilung auch nach vier Wochen Beschattung niemals den Grad, wie bei den Versuchspflanzen des Jahres 1954.

Die Werte der Tabelle 6 ergeben, daß in den unbeschatteten Pflanzen fast immer größere Ölmengen gefunden wurden als in den beschatteten und daß der Unterschied mit der Dauer der Beschattung noch zunahm. Damit werden die Angaben der Autoren, daß das Licht einen günstigen Einfluß auf die Ölbildung habe, bestätigt.

Tabelle 6. *Mentha piperita 1955. Einfluß des Lichtes auf Gehalt und Zusammensetzung des Blattöles bei Feldversuchen*

Erntedatum	Beschattet			Unbeschattet		
	Öl %	Menthol %	Menthon %	Öl %	Menthol %	Menthon %
16. 6.[1]	0,24	24,57	62,69	0,24	24,16	63,60
1. 7.[2]	0,22	30,02	52,10	0,30	28,59	52,87
7. 7.[2]	0,31	33,13	51,23	0,40	25,92	56,29
14. 7.[2]	0,34	31,40	50,09	0,44	29,78	52,12
21. 7.[2]	0,38	32,40	50,64	0,50	28,14	52,29

[1] Beim Auflaufen der Pflanzen beschattet, Versuch 1.
[2] Nach Ausbildung des 7. Blattwirtels beschattet, Versuch 2.

Hinsichtlich der Zusammensetzung der Öle geben sämtliche Versuche des Jahres 1955 ein eindeutiges Ergebnis. Der Mentholgehalt ist in den Ölen der beschatteten Pflanzen höher als in den der unbeschatteten, der Menthongehalt dagegen ist umgekehrt in den beschatteten Pflanzen niedriger als in den unbeschatteten. Im allgemeinen werden die Unterschiede in der Zusammensetzung mit der Dauer der Beschattung größer. Die Ergebnisse von RUSSEL 1928 können damit bestätigt werden.

Da, wie gezeigt wurde, selbst bei der neuen Versuchsanordnung tiefgreifende Veränderungen bei den beschatteten Pflanzen nicht verhindert werden konnten, es also unklar blieb, ob das Licht auf die Synthese des Öles einen primären Einfluß hat oder ob es sich um einen indirekten Effekt, ausgelöst durch Intensivierung oder Hemmung anderer Stoffwechselvorgänge, handelt, wurden die Untersuchungen auf welkende und absterbende Blätter ausgedehnt. Möglichst einheitliches Blattmaterial wurde sofort nach der Ernte in verschiedene Portionen aufgeteilt und die eine Hälfte davon in einem Dunkelraum, die andere an einem Nordfenster im Tageslicht ausgebreitet und in einfacher Schicht getrocknet. Eine Probe wurde sofort nach der Ernte als Blindprobe destilliert. In Zeiträumen von ein bis acht Tagen wurden nun jeweils eine Probe der im Hellen und eine der im Dunkeln gewelkten Blätter destilliert. Sowohl die Temperatur als auch die Luftfeuchtigkeit in beiden Räumen waren annähernd gleich (± 1).

Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 wiedergegeben. Zunächst ergeben alle Versuche wieder eine Bestätigung der KALITZKISchen und LEMLISchen Anwelkversuche, daß nämlich der Mentholgehalt bei gleichzeitigem Absinken der Menthonwerte steigt. Vergleicht man aber die Öle der Hellagerung mit denen der Dunkellagerung, so sieht man, daß die Veränderung der Ölzusammensetzungen im Dunkeln stets größer ist als im Hellen. Die Unterschiede sind bereits nach einem Tag Welken deut-

Tabelle 7. *Mentha piperita 1955. Einfluß des Lichtes auf die Zusammensetzung des ätherischen Öles beim Anwelken der Blätter im Laboratorium*

Erntedatum	Anwelkzeit	Dunkel gelagert			Hell gelagert		
		Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon
7. 6.	frisch	44,53	31,19	75,72	44,53	31,19	75,72
	1 Tag	46,62	28,63	75,25	45,99	30,07	76,56
	2 Tage	47,78	27,97	75,75	46,05	29,44	75,49
	3 Tage	48,99	26,85	75,84	47,23	28,83	76,06
	6 Tage	50,29	25,90	76,19	48,20	27,83	76,03
23. 6.	frisch	37,75	41,47	79,22	37,75	41,47	79,22
	2 Tage	43,53	35,12	78,65	40,32	37,82	78,14
	4 Tage	47,97	29,29	77,26	42,74	37,22	79,96
27. 6. nur Triebspitzen	frisch	37,59	42,37	79,96	37,59	42,37	79,96
	4 Tage	47,19	35,57	82,76	44,28	36,66	80,94
25. 7.	frisch	37,09	35,66	72,75	37,09	35,66	72,75
	4 Tage	40,10	32,97	73,07	39,41	33,34	72,75

lich sichtbar. Die Summe Menthol-Menthon ist bei den im Dunkeln gewelkten Pflanzen genau so groß wie bei den im Hellen gewelkten.

Die Versuche des Jahres 1954 führten durchweg zu den gleichen Ergebnissen. Bedingt durch das in diesem Jahr auf Grund der ungünstigen Witterung so unregelmäßige Material, traten allerdings die Unterschiede nicht immer deutlich genug zutage, so daß auf eine Wiedergabe der Ergebnisse verzichtet wurde.

Ihloff 1955, die an *Anethum graveolens* ähnliche Untersuchungen durchführte, kam zu keinen markanten Unterschieden. Doch stellte sie fest, daß der Carvongehalt in Dunkelölen schneller abnimmt als in Hellölen, eine bemerkenswerte Parallele zu den *Mentha*-Dunkelölen, in denen das Keton Menthon ebenfalls schneller abnimmt als in den Hellölen. Es muß aber offenbleiben, ob die Verhältnisse beim Dillöl anders liegen als beim *Menthaöl*.

Wenn auch die vorliegenden Ergebnisse auf Grund der eingangs betonten komplizierten Verhältnisse des Lichteinflusses nur vorsichtig gedeutet werden dürfen, so muß nach den eigenen Feststellungen doch gesagt werden, daß durch das Licht sowohl die Menge als auch die Zusammensetzung des Öles beeinflußt werden.

Der Einfluß erhöhter Temperaturen

Licht und Temperatur sind zwei Faktoren im Pflanzenleben, die eng miteinander verknüpft sind. So vielseitig die Einwirkungen des Lichtes auf die Pflanzen sind, so vielseitig sind auch die der Temperaturen. „Die Temperatur läßt keinen Vorgang unbeeinflußt" (Lundegårdh 1954).

Versuchstechnische Schwierigkeiten mögen ein Grund mit dafür sein, daß Arbeiten über Temperaturabhängigkeit der Ölbildung nur in kleiner Zahl vorliegen. Trotzdem weisen alle Veröffentlichungen in eine Richtung.

ESDORN fand 1951, als sie *Eucalyptus globulus* aus dem Kalthaus (3—4°) in Zimmertemperatur (20°) überführte, schon nach wenigen Tagen starke Ölzunahme. PAECH 1952 konnte an Blüten und Blättern von *Asarum europaeum*, die bei verschiedenen Temperaturen gehalten waren, zeigen, daß die Zahl der Ölzellen von 2—5° über 10—15° nach 25—26° um das Fünffache gestiegen war. Er läßt dabei allerdings in der Versuchsanordnung den Lichtfaktor unberücksichtigt. Eine Blüte jedoch, bei 2—5° im Kühlschrank gewachsen, hatte, nachdem sie zwei Tage bei 25—26° im Thermostaten war (offensichtlich wie im Kühlschrank auch hier im Dunkeln), je 3,24 mm² Epidermis bereits 27 Ölzellen statt 7 und nach sieben Tagen 64 Ölzellen gebildet. CHOTIN fand 1950 bei Pfefferminze eine Zunahme des Öles bei Steigerung der Tagestemperatur, und nach MIKHALOW 1929 bei FLÜCK 1955 besteht zwischen Durchschnittstemperatur und Ölgehalt eine Proportionalität.

Eine Anzahl Autoren beschäftigte sich mit dem Einfluß der Temperaturen auf den Trocknungsprozeß aromatischer Pflanzen, einem Problem, das auch im Hinblick auf die Praxis der Drogengewinnung von Interesse ist. Hier muß besonders die umfangreiche Arbeit JUDS 1939 erwähnt werden, die zugleich eine Zusammenfassung der auf diesem Gebiet vorher erschienenen Veröffentlichungen bringt. Er zeigte ganz allgemein (u. a. auch für *Mentha piperita*), daß die günstigste Trocknungstemperatur, besonders auch hinsichtlich der Ölausbeute, zwischen 25 und 30° liegt, obwohl man annehmen müßte, daß bei der erhöhten Temperatur eine stärkere Verdunstung stattfindet. Auch ESDORN und BRUNS-RUNGE stellten beim Trocknen von Kampferbasilikum das Ölmaximum bei 30° fest, und 1954 führt ESDORN aus, daß zwar auch bei 10° Lagerungstemperatur der Ölgehalt welkender aromatischer Pflanzen noch zunehmen kann, die Ölbildung bei höheren Temperaturen aber stärker verlaufe. TUCAKOV 1955 findet dagegen in Frischpflanzen von *Salvia officinalis* den höchsten Ölgehalt, zeigt aber, daß beim Trocknen zwischen 22 und 30° die kleinsten Ölverluste liegen, wobei er jedoch als Bezugsgröße Trockengewicht benutzte, das nach HEGNAUER 1953b für diese Versuche ungünstig ist.

Wenn es sich nun bei den Veränderungen des Öles während des Welkens und Trocknens der Pflanzen um Stoffwechselvorgänge und nicht, wie WEGNER 1952 und GLEISBERG und HARTROTT 1953 vermuten, lediglich um veränderte Voraussetzungen bei der Destillation handelt, müßten sich Temperaturunterschiede bei der Lagerung auch in der Zusammensetzung des ätherischen Öles bemerkbar machen.

Tabelle 8. *Mentha piperita 1955. Einfluß verschiedener Anwelktemperaturen auf die Zusammensetzung des Blattöles*

Erntedatum	Anwelkzeit	+ 10° gelagert			+ 30° gelagert		
		Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon	Menthol %	Menthon %	%-Summe Menthol-Menthon
15. 6.	frisch	37,56	41,51	79,07	37,56	41,51	79,07
	1 Tag	38,15	39,31	77,46	39,70	38,47	78,17
	3 Tage	40,07	38,00	78,07[1]	41,35	35,74	77,09[1]
7. 7.	frisch	25,92	56,29	82,21	25,92	56,29	82,21
	2 Tage	29,95	52,00	81,95	39,94	43,56	83,50[1]
	8 Tage	36,64	45,53	82,17[1]	42,84	41,25	84,09
25. 8.	frisch	37,09	35,66	72,75	37,09	35,66	72,75
	2 Tage	38,74	34,67	73,41	40,73	32,49	73,22[1]
	4 Tage	38,68	34,63	73,31[1]			
2. 8.	frisch	17,55	60,96	78,51	17,55	60,96	78,51
	2 Tage				23,71	52,45	76,16[1]
	6 Tage	18,71	58,89	77,60[1]			

[1] Blätter lufttrocken.

Da in der Literatur keine diesbezüglichen Angaben vorliegen, wurde dieser Frage in weiteren Untersuchungen nachgegangen.

Menthablätter gleicher Herkunft, frisch geerntet und sofort in verschiedene Portionen geteilt, wurden dem Anwelken bei unterschiedlichen Temperaturen unterworfen. Es wurde bei 10° im Kühlschrank, bei 20° in einem temperaturkonstanten Raum, bei 30 und 40° in Thermostaten getrocknet. Höhere Temperaturen wurden nicht benutzt, da aus allen einschlägigen Arbeiten hervorgeht, daß durch sie der Ölgehalt infolge stärkerer Verdunstung abnimmt. In jedem Fall wurde im Dunkeln angewelkt.

In der Tabelle 8 sind die Versuchsreihen des Jahres 1955 wiedergegeben, bei denen gleichbleibend bei 10 und 30° getrocknet wurde. Es zeigt sich deutlich, daß auch schon durch eine Lagerungstemperatur von 10° die Zusammensetzung des Öles in der bereits früher festgestellten Weise verändert wird, die Ölveränderungen bei 30° aber wesentlich größer sind.

Die Versuchsreihen des Jahres 1954 (Ahlgrimm 1955b) zeigten ergänzend, daß sich auch bei 20° das Öl deutlich in seiner Zusammensetzung veränderte, während bei 40° die Verschiebungen in der Ölzusammensetzung nur noch sehr gering waren. Es muß vermutet werden, daß durch diese Temperatur für die Biogenese des Öles wichtige Fermentsysteme bereits irreversibel geschädigt werden, so daß eine stärkere Veränderung der Ölzusammensetzung ausbleiben muß.

Wenn auch ein Vergleich der Werte bei 10° mit denen bei höheren Temperaturen nicht ohne weiteres möglich ist, da z. B. bei 30° welkende

Blätter viel eher lufttrocken sind, so ist es doch deutlich, daß die Größe der Veränderungen bei 30° niemals von der bei 10° erreicht wird. Es ist nun aber bekannt, daß bei höheren Temperaturen Wachstum, Atmung, Photosynthese, Stoffaufnahme durch die Wurzel usw., kurz, Stoffwechselvorgänge im allgemeinen stärker als bei niederen Temperaturen verlaufen (Lundegårdh). Infolgedessen kann man aus den vorliegenden Versuchen schließen, daß die bei höheren Temperaturen erfolgten größeren Veränderungen der Ölzusammensetzung durch die bei diesen Temperaturen stärkeren Stoffwechselumsetzungen bedingt sind. Damit ist aber auch eine Bestätigung der Ansicht erbracht, daß es sich bei der Ölbildung während des Welkevorganges tatsächlich um Stoffwechselvorgänge und nicht, wie Wegner und Gleisberg meinen, um versuchstechnische Faktoren handelt.

Das Verhältnis Menthol: Menthon

Eine Beziehung zwischen Menthol und Menthon vermutete 1900 Charabot auf Grund seiner sehr hohen Menthonwerte im Blütenöl und der kleineren Mengen in den Blattölen. Er stellte sich vor, daß Menthol in den Blüten zu Menthon oxydiert werde. Brooks 1912 schien diese Theorie noch dadurch zu erhärten, daß er einen sehr hohen Oxydasegehalt der Blüten nachweisen konnte. Auf Grund des in fortschreitender Pflanzenentwicklung abnehmenden Menthongehaltes bei gleichzeitig zunehmendem Mentholgehalt formulierte Kleber 1914 vorsichtiger, daß in den späteren Vegetationsstufen das Menthon teilweise in Menthol umgewandelt zu werden scheine, und Bacon, Jenison und Kremers 1924 vermuteten, daß sich sowohl Menthon als auch Menthol durch Reduktion aus der Vorstufe Menthenon bilden. In neuerer Zeit geht Lemli 1955 auf die Frage, ob sich Menthol aus Menthon zu bilden vermag, näher ein. Er stellt auf Grund seiner Untersuchungen die folgenden zwei Hypothesen auf:

1. Das im jungen Stadium gebildete Menthon wird zum Teil in Menthol umgesetzt, und es wird später nur noch Menthol gebildet.

2. Es wird fortdauernd Menthon abgeschieden, das direkt in Menthol umgesetzt wird, derweilen das vorhandene Menthon langsam reduziert wird.

Lemli betont, daß es nicht möglich sei, sich für eine der beiden zu entscheiden. In seinen weiteren Ausführungen aber neigt er doch mehr der ersten zu.

Im folgenden soll versucht werden, durch Hinzuziehung der %-Summe Menthol-Menthon die Frage einer Klärung näherzubringen.

Parry und Ferguson stellten schon 1936 fest, daß die %-Summe Menthol-Menthon während der Vegetation sehr konstant sei. Kalitzki findet zwar größere doch unregelmäßige Schwankungen, die sich zweifel-

los durch die verschiedenen Herkünfte erklären lassen, die sie benutzte. Dazu kommt, daß, wie bei allen Methoden, auch der Menthol- und Menthonbestimmung Fehlergrenzen zugebilligt werden müssen, die sich als Streuungen in der %-Summe Menthol-Menthon bemerkbar machen können. Schließlich kann die %-Summe auch durch Veränderung des Estergehaltes schwanken, wie es KALITZKI in einigen Versuchsreihen zeigte. Im folgenden soll aber der Estermentholgehalt unberücksichtigt bleiben und nur von der %-Summe freies Menthol-Menthon die Rede sein. Auch LEMLI fand, daß die %-Summe nur geringen Schwankungen unterliegt, beim Altern der Organe sich jedoch verkleinert. Die Ergebnisse der schon früher besprochenen Tabelle 4 dieser Arbeit bestätigen die Angaben LEMLIS, denn die %-Summe Menthol-Menthon ist in den „oberen", jüngeren Blättern fast durchweg höher als in den „unteren", älteren. Betrachtet man die %-Summe aber nur in den jüngeren Stadien, so darf man sagen, daß sie trotz reger Ölbildung und gleichzeitiger Veränderung im Menthol- und Menthongehalt gleichbleibt. Der Verdunstungsfaktor spielt zu diesem Zeitpunkt nach LEMLI noch keine Rolle.

Auch bei allen in dieser Arbeit geschilderten Anwelkversuchen ist die %-Summe bei Fallen der Menthonwerte und Steigen der Mentholwerte, von kleinen Schwankungen abgesehen, immer konstant (s. Tabelle 4ff.). KALITZKI kam in ihren Welkeversuchen zu den gleichen Ergebnissen.

Wenn sich nun die Werte Menthol und Menthon immer gegensätzlich ändern, dabei aber die %-Summe Menthol-Menthon in überwiegendem Maße gleichbleibt, liegt der Gedanke nahe, daß sich tatsächlich Menthol aus Menthon bildet.

Hierzu seien nun folgende rein theoretische Betrachtungen angestellt:

Bei *gleichbleibender Ölmenge* treten innerhalb des Verhältnisses Menthol-Menthon Veränderungen auf, z. B. Mentholzunahme bei gleichzeitiger Menthonabnahme. In diesem Fall wäre es denkbar, daß sich Menthol direkt aus Menthon bilden kann. Da aber bei den geschilderten Versuchen sich stets gleichzeitig die Ölmenge änderte, kann dieser Fall nicht in die Betrachtungen mit einbezogen werden.

Es muß also diskutiert werden, welche Wege für die Menthol-Menthonveränderungen bei konstanter Summe Menthol-Menthon, aber *nicht gleichbleibender Ölmenge* möglich sind.

1. Es ändert sich nur die absolute Menge Menthol, während die absolute Menge Menthon konstant bleibt, oder umgekehrt ändert sich nur Menthon, während Menthol konstant bleibt.

2. Sowohl die absolute Menge Menthol als auch die absolute Menge Menthon ändern sich, und zwar steigen oder fallen beide proportional zum Ölgehalt.

3. Das Menthol ist prozentual in stärkerem oder geringerem Maße als das Menthon an der Ölbildung beteiligt, während die %-Summe Menthol-Menthon konstant bleibt.

Die Kurven der LEMLIschen Arbeit (S. 58) über die Veränderungen der absoluten Menthol- sowie Menthonmenge zeigen, daß bei der Ölbildung weder Menthol noch Menthon konstant bleiben, daß also beide Bestandteile aktiv an der Verschiebung innerhalb des Verhältnisses Menthol-Menthon beteiligt sind. Zu denselben Ergebnissen kommen die eigenen Anwelkversuche. In der Tabelle 9 sind für den Versuch 20. 8. (Tabelle 5) die absoluten Werte errechnet. Auch hier ergibt sich, daß gleichzeitig mit der Ölveränderung sowohl die absolute Menge Menthol als auch die absolute Menge Menthon sich ändert. Damit entfällt Punkt 1 der oben geschilderten Möglichkeiten.

Die in Punkt 2 beschriebenen Verhältnisse hätten zur Folge, daß die %-Summe Menthol-Menthon nicht konstant ist, sondern entweder steigt oder fällt. Schon eingangs wurde deutlich gezeigt, daß dies nicht der Fall ist. Die %-Summe Menthol-Menthon ist sowohl in den jüngeren Stadien der Entwicklung als auch während des Anwelkens bei gleichzeitiger Ölmengenveränderung konstant. Somit ist auch Punkt 2 nicht vertretbar.

Es bleibt nur noch die dritte Möglichkeit zu erörtern: LEMLI zeigte überzeugend, daß bei fortschreitender Entwicklung die zunehmende absolute Mentholmenge niemals aus der gleichzeitig in viel geringerem Maße abnehmenden Menthonmenge gebildet werden kann. Daraus schließt er, daß Menthol nicht ausschließlich aus Menthon entstehen kann. Zum gleichen Ergebnis führen die eigenen Anwelkversuche. Aus Tabelle 9 ist ersichtlich, daß nach einem Tag Anwelken sowohl die absolute Menge Menthol als auch die absolute Menge Menthon, bei gleichzeitiger Veränderung der Ölmenge, zugenommen hat. Nach vier Tagen war bei gleichzeitiger Ölverminderung die absolute Menge Menthol um weitere 18 mg gestiegen, während die absolute Menge Menthon um 50 mg abnahm. Die %-Summe Menthol-Menthon blieb dabei aber praktisch konstant. Demnach kann sich also, wie auch LEMLI betonte,

Tabelle 9. *Mentha piperita 1954. Die Veränderungen des absoluten Menthol- und Menthongehaltes während des Welkens*

Erntedatum	Anwelkzeit	Öl %	Menthol absolut mg	Menthol %	Menthol ± mg Zunahme	Menthon absolut mg	Menthon %	Menthon ± mg Zunahme	Summe Menthol-Menthon absolut mg	Summe Menthol-Menthon %
20. 8.	frisch	0,60	0,214	35,68		0,261	43,42		0,475	79,10
	1 Tag	0,67	0,244	36,57	+ 0,030	0,290	42,73	+ 0,031	0,534	79,30
	4 Tage	0,64	0,262	40,90	+ 0,018	0,240	37,45	— 0,050	0,502	78,35

das Menthol nicht ausschließlich aus Menthon bilden. Da es aber durchaus möglich ist, und die Tabelle 9 zeigt es auch, daß bei der Ölbildung sowohl die absolute Menge Menthol als auch die absolute Menge Menthon steigt, wobei aber die Menthonzunahme so klein ist, daß es prozentual ausgedrückt trotzdem zu einem Fallen des Wertes kommt, sind die Lemlischen Hypothesen, die nur eine Abnahme des absoluten Menthongehaltes erwägen, in dieser Richtung zu ergänzen.

Da sich nun die absoluten Mengen Menthol und Menthon scheinbar ohne direkte Beziehungen zueinander ändern, die %-Summe beider dabei aber trotzdem gleichbleibt, muß man vermuten, daß die Bildung dieser Stoffe durch eine Gesetzmäßigkeit geregelt wird. Bei diesem System sek. Alkohol-Keton, wie es auch von Hegnauer 1953a formuliert wird, liegt es wohl nahe, anzunehmen, daß die Lage des Schwerpunktes in dem System durch Fermentgruppen jeweils festgelegt und so die Synthese der Stoffe aus einer gemeinsamen Vorstufe gesteuert wird (im Laufe der Entwicklung und beim Anwelken zur reduzierten Phase hin). Dabei bleibt es durchaus möglich, daß sich darüber hinaus auch Teile des schon vorhandenen Menthons reduzieren, wie es auch von Lemli vermutet wird.

Setzt man die Konstanz der %-Summe Menthol-Menthon voraus, so läßt sich 1. sagen, daß nicht nur die prozentualen Anteile der Summe Menthol-Menthon, sondern auch die der Summe der restlichen Bestandteile im Öl konstant sind, und 2., daß bei Ölmengenveränderungen die prozentualen Anteile beider Summen ebenfalls konstant bleiben. Auch bei der Ölbildung werden die verschiedenen Bestandteile also nicht in zufälligen Mengen, sondern gesetzmäßig synthetisiert.

Die Peroxydaseaktivität in den verschiedenen Organen der Pflanze, beim Anwelken und im Laufe der Vegetationszeit

Seit der Veröffentlichung von Willstätter und Stoll 1918 ist intensiv und umfangreich über Peroxydase gearbeitet worden. Die Arbeiten, die sich mit dem Chemismus des Fermentes befassen und auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, hat Maehly 1949 zusammenfassend referiert.

Die pflanzenphysiologischen Arbeiten, die vor allem von russischer Seite durchgeführt wurden und die leider zum Teil nicht im Original zu erhalten waren, lassen die große Vielseitigkeit der oxydierenden Fermentsysteme im Stoffwechselgeschehen erkennen. Nach Wehmer und Hadders 1933 ist die Peroxydase ein außerordentlich verbreitetes Ferment, und die Liste der Pflanzen, bei denen sie nachgewiesen wurde, dürfte wohl laufend erweitert werden.

Lubimenko bei Rudolph 1934 fand, daß Peroxydaseaktivität und Chlorophyllgehalt der Blätter parallel laufen. Eine Erhöhung des

Eiweißgehaltes und der Peroxydaseaktivität bei Kohl, Weizen und Mairübe nach der Jarowisation beschrieb Michailowa 1949. Gerstein folgerte 1950 eine erhöhte Atemtätigkeit aus der größeren Peroxydaseaktivität beim Keimen der Samen von *Aleuritis Fordii* Hemsl. und auch Rubin und Tschetwerikowa sprachen ihr 1951 eine Rolle bei der Atmung zu. Dagegen fanden Krushilin, Sauralow und Michalew 1951, daß die tageszeitlichen Schwankungen der Peroxydaseaktivität nicht immer mit der Atmungsintensität parallel laufen.

Nach Gretschuschnikow und Jakowlewa 1949/50 erhöht sich die Aktivität des Fermentes in der Kartoffel, nachdem sie krebskrank geworden ist. Die Verfasser sehen darin eine Schutzreaktion. Ebenfalls ein Ansteigen der Aktivität bei Krankheitsbefall fand Gubanow 1950 bei welkekranken Baumwollpflanzen.

Duquenois und Baise berichteten 1951, daß bei *Digitalis purpurea* im Blatt und noch mehr in der Wurzel zum Sommer hin eine Zunahme des Fermentes zu beobachten sei. Beim Lagern über längere Zeiträume verliere die Peroxydase immer mehr ihre Aktivität, eine Tatsache, die auch Hörhammer und Hänsel 1951a bei zahlreichen Drogen feststellten.

Über die relativ große Unempfindlichkeit der Peroxydase gegen tiefe und höhere Temperaturen ist besonders im Hinblick auf das Frosten bzw. Blanchieren von Gemüsen gearbeitet worden (u. a. Balls und Arana 1941, Diemair und Häusser 1941b, Kiermeier 1947, Diemair, Janecke und Idstein 1950, Kiermeier und Herrlinger 1951, Harzler und Guerrant 1952 und Plank 1952).

Ein umgekehrtes Verhältnis zwischen Peroxydaseaktivität und dem Kautschukgehalt vermutete Grebinski 1945 bei Doman 1950. Michlin und Bronowitzkaja 1950 und Michlin und Pscheumona 1950 bestätigten die Kautschukzunahme in den Wurzeln der Kok Saghyz bei gleichzeitiger Abnahme der Peroxydaseaktivität. Doman 1950, der daraufhin die Guttapercha-Lieferanten *Eucommia* und *Evonymus verrucosa* untersuchte, konnte für seine Versuchsobjekte die Ansicht Grebinskis und Michlins und Mitarbeiter nicht bestätigen.

Da nun einerseits die chemische Grundsubstanz für die hochpolymeren Kautschuke und die niederpolymeren Terpene der ätherischen Öle die gleichen zu sein scheinen (Hegnauer 1951), andererseits speziell für *Mentha* aber auf die mögliche Rolle der oxydierenden Fermente im System Menthol-Menthon hingewiesen wurde (Brooks 1912, Gordon 1928 und im vorangegangenen Abschnitt dieser Arbeit), wurden einige Untersuchungen über die Peroxydaseaktivität bei *Mentha piperita* vorgenommen.

Wie die Menge und die Zusammensetzung des ätherischen Öles ist auch die Peroxydaseaktivität standortbedingt (Hörhammer und

Hänsel 1951a und Baerheim Svendson und Drottning 1953) und nicht von gleicher Größe in den verschiedenen Teilen der Pflanze. Deshalb ist bei der Analyse, die von 1,0 g Pflanze ausgeht, ganz besonders auf gleichmäßiges Material zu achten. Aus diesem Grunde wurde bis auf einige Ausnahmen auch davon Abstand genommen, ätherisches Öl und Peroxydaseaktivität bei einer Probe gleichzeitig zu bestimmen, sondern es wurden die Aktivitätswerte dort festgestellt, wo über die Ölverhältnisse bereits weitgehende Klarheit herrscht. So wurden die Fermentwerte in den verschiedenen Organen der Pfefferminze festgestellt, ferner besonders die Aktivitätsveränderungen während des Anwelkens und daneben die Veränderungen im Laufe der Vegetationszeit untersucht. Die in den Tabellen mitgeteilten FZ-Werte sind auf 1 cm^3 2%iger Suspension bei Messung in der 1 cm-Küvette berechnet.

Tabelle 10. *Mentha piperita. Die Peroxydaseaktivität in Blatt und Stengel. Material: Gewächshaus, Pflanzen 10 bis 12 cm hoch*

Ernte	F Z		Öl %	
	Blatt	Stengel	Blatt	Stengel
8. 12. 53	4,28	6,44		
10. 12. 53	3,33	4,39		
11. 12. 53	2,95	4,05		
4. 5. 54	0,35	0,91	0,31	0,18

Tabelle 11. *Mentha piperita 1954. Die Peroxydaseaktivität in Blättern verschiedener Inserierungen. Material: Gewächshaus 10. 4. und 13. 4., Freiland 13. 9.*

Ernte	FZ		Öl %	
	obere Blätter	untere Blätter	obere Blätter	untere Blätter
10. 4.	0,69	0,70		
13. 4.	0,84	1,01		
13. 9.	1,15	1,31	0,41	0,21

Die Peroxydaseaktivität in den verschiedenen Organen der Pflanze: Aus der Tabelle 10 geht hervor, daß in den Blättern durchweg eine kleinere Aktivität als in den Stengeln gefunden wurde. Das bestätigt die Angaben Nakamuras und Shimomuras, die 1949 berichteten, daß die Kurven der Redoxpotentiale der Blätter und der Stengel parallel liefen, die der Stengel aber immer etwas höher seien. Daß nun nicht alle Blätter in bezug auf das Ferment gleichwertig sind, zeigt die Tabelle 11. In den Blättern niederer Inserierung ist immer eine etwas höhere Aktivität vorhanden als in denen hoher Inserierung. Die geringen Unterschiede der Ernte 10. 6. erklären sich aus der Tatsache, daß hier einmal die Blätter des oberen $^1/_3$ der Pflanze, zum anderen die der unteren $^2/_3$ benutzt wurden. Um zu klareren Ergebnissen zu kommen, wurden in den anderen Versuchen die Blätter mittlerer Inserierung verworfen.

Anwelkversuche (Tabelle 12): In den Anwelkkurven ist der starke Abfall der Peroxydaseaktivität besonders in den ersten 24 Stunden auffällig. Danach scheint sie mit geringen Schwankungen in eine allmählich abfallende Gerade auszulaufen. Hörhammer und Hänsel fanden das Ferment noch nach einjähriger Lagerung in der Droge. Ein

direkter Zusammenhang zum Wassergehalt scheint nicht zu bestehen. Um zu prüfen, ob es sich bei diesem Anwelkbild nicht um eine allgemeine Erscheinung handelt, wurde mit drei anderen Pflanzen, von denen *Tradescantia* und *Fagopyrum* mit Sicherheit kein ätherisches Öl bilden, ebenfalls Anwelkversuche unternommen (Tabelle 13). Es zeigte sich, daß statt des starken Fallens der Aktivität in den ersten 24 Std hier ein Ansteigen zu beobachten war. Steigende Aktivität in den ersten Anwelktagen fanden auch HÖRHAMMER und HÄNSEL in den oberirdischen Teilen von *Anemone nemorosa* und bei *Belladonnablättern*.

Tabelle 12. *Mentha piperita. Aktivitätsveränderungen der Peroxydase beim Anwelken der Blätter. Material: Gewächshaus*

Ernte	Anwelkzeit	FZ	Wassergehalt %
23. 9. 53	frisch	2,35	
	1 Tag	1,22	
	2 Tage	1,38	
	3 Tage	1,61	
	4 Tage	1,50	
	7 Tage	0,97	
24. 9. 53	frisch	2,38	
	1 Tag	1,51	
	2 Tage	1,57	
	3 Tage	2,14	
	4 Tage	1,56	
	8 Tage	1,29	
30. 9. 53	frisch	3,18	
	1 Tag	1,53	
	2 Tage	1,59	
	3 Tage	1,41	
	4 Tage	1,62	
	7 Tage	1,34	
7. 4. 54	frisch	1,00	87,25
	1 Tag	0,71	64,90
	2 Tage	0,55	39,50
	3 Tage	0,55	19,30
	5 Tage	0,53	11,10

Es besteht somit die Möglichkeit, daß das Fallen der Peroxydaseaktivität in Zusammenhang mit dem jeweiligen ätherischen Ölgehalt zu bringen ist.

Jahreszeitlicher Rhythmus: Schließlich wurde die Peroxydaseaktivität während der Vegetation der Pflanze untersucht. Gleichzeitig wurde in der Suspension der p_H-Wert des Materials mit Lyphanpapier gemessen. Die Tabelle 14 zeigt, daß die Fermentaktivität bis Ende Juli fällt, um dann wieder stark anzusteigen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu GORDON, der, allerdings bereits 1928, fand, daß Katalase- und Peroxydasegehalt bis zur Blüte zunimmt, um dann wieder zu fallen. Im Jahre 1954 kamen die Pflanzen nicht zur Knospenanlegung und zur Blüte, so daß hier statt der Stadien die jeweilige Größe der Pflanze angegeben werden mußte. Man sieht dabei, daß die Aktivität auch bei der ausgewachsenen Pflanze ständig weiter steigt, während nach PONTOWITSCH 1949 Wachstum und Aktivität im Zusammenhang stehen. Zwischen den p_H-Werten und der Peroxydaseaktivität ist kein Zusammenhang erkennbar. Die angegebenen Peroxydasezahlen haben aber hier nur orientierenden Wert, da es gerade bei Fermentuntersuchungen nicht statthaft ist, auf Grund einer einzigen Versuchsreihe endgültige Aussagen zu machen.

Es soll noch auf die unterschiedlichen Dimensionen der FZ-Werte in den Tabellen 10, 11, 12 und 14 aufmerksam gemacht werden. In den Herbst-, Winter- und Frühlingsmonaten liegen die Zahlen im allgemeinen höher als im Sommer.

Tabelle 13. *Aktivitätsveränderungen der Peroxydase beim Anwelken der Blätter von Pflanzen verschiedener Familien*

Material	Ernte	Anwelkzeit	FZ
Chrysanthemum indicum L. Blätter Gewächshaus	2. 12. 53	frisch	7,36
		1 Tag	7,91
		2 Tage	7,49
		5 Tage	7,19
Tradescantia albiflora KUNTH Blätter Gewächshaus	3. 12. 53	frisch	4,05
		1 Tag	4,51
		2 Tage	4,12
		4 Tage	3,95
		5 Tage	3,48
Fagopyrum sagittatum GILIB. Keim- u. Primärblätter Gewächshaus	26. 4. 54	frisch	1,24
		1 Tag	1,49
		2 Tage	1,38
		4 Tage	0,49

Aus der Literatur und den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit geht eindeutig hervor, daß die jüngsten, noch in lebhaftem Stoffwechsel befindlichen Pflanzenorgane einen höheren Ölgehalt besitzen als die älteren. Vergleicht man daraufhin die Tabellen 10 und 11, so sieht man, daß die ölärmeren Stengel und „unteren" Blätter, also Organe mit geringen Ölmengen, eine höhere Peroxydaseaktivität besitzen als die Organe mit größeren Ölmengen. Die Möglichkeit, daß das in den untersuchten Organen vorhandene Öl die Wertbestimmung der Peroxydase beeinflussen könnte, soll angedeutet werden. Wie aber eingangs schon erwähnt, fanden GREBINSKI 1945 und MICHLIN und Mitarbeiter 1950 zwischen Kautschukgehalt und Peroxydaseaktivität das gleiche „umgekehrte Verhältnis". Ob nun zwischen dem Ferment und der Ölbildung ein Zusammenhang besteht, kann zwar vermutet aber nicht entschieden werden. Unwahrscheinlich ist es allerdings, daß die Peroxydase im System Menthol-Menthon eine Rolle spielt, wie es von BROOKE für Oxydasen vermutet, von GORDON aber auch abgelehnt wird, da wir in alten Organen mit hohem Mentholgehalt gleichzeitig eine hohe Peroxydaseaktivität finden, die aber, bei Beziehungen des Fermentes zum System Menthol-Menthon, dagegen einen hohen Menthongehalt bei niedrigem Mentholgehalt erwarten ließe.

Tabelle 14.
Mentha piperita 1954. Veränderungen der Peroxydaseaktivität in den Blättern der Pflanze im Laufe ihrer Vegetationszeit. Material: Freiland, Bot. Garten

Größe der Pflanzen cm	Ernte 12°°	FZ	P.I
6	14. 6.	1,13	5,4
7—8	19. 6.	1,09	5,4
11	8. 7.	0,71	—
17	20. 7.	0,62	—
30	16. 8.	0,84	5,7
30—35	4. 9.	1,19	5,8
30—35	28. 9.	1,63	5,8

Zusammenfassung

Auf Grund von Untersuchungen an Blattgruppen verschiedener Inserierungen wird gezeigt, daß im Öl junger Blätter ein hoher Menthon- und niedriger Mentholwert vorhanden ist. Bei fortschreitender Entwicklung des Blattes nimmt der Mentholgehalt zu, der Menthongehalt ab. Die zuerst angelegten Blätter erreichen ihr Mentholmaximum früher als die später gebildeten.

Auf Frischgewicht bezogen enthalten die jungen Organe mehr Öl als die älteren.

Die Veränderungen der Ölzusammensetzung beim Anwelken sind bei jungen Blättern größer als bei älteren.

Das *Sonnenlicht* begünstigt die Ölbildung, der Mentholgehalt liegt im Öl belichteter Blätter aber niedriger und der Menthongehalt höher als im Öl beschatteter.

Die *Temperatur* während des Welkens und Trocknens hat auf die Ölzusammensetzung Einfluß. Die größten Veränderungen ergeben sich bei Trocknungstemperaturen zwischen 20 und 30°, 10° beeinflussen den Menthon- und Mentholgehalt wenig, 40° verändern ihn fast nicht mehr.

Das bei den Veränderungen der Ölzusammensetzung beobachtete Steigen des Menthol- und Fallen des Menthongehaltes kann nicht dadurch zustande kommen, daß sich Menthol ausschließlich aus Menthon bildet. Es wird angenommen, daß sich beide Bestandteile in einem Gleichgewichtszustand befinden. Wahrscheinlich wird durch die Lage des jeweiligen Schwerpunktes im System Alkohol-Keton geregelt, ob sich aus einer gemeinsamen Vorstufe mehr Menthol oder Menthon bildet.

Die an der Ölbildung beteiligten Verbindungen sind nicht in zufälligen Mengen, sondern in gesetzmäßigen Anteilen an der Ölbildung beteiligt.

Peroxydaseuntersuchungen deuten an, daß das Ferment im negativen Sinne an der Ölbildung beteiligt sein könnte. Ein Einfluß auf das System Menthol-Menthon muß aber auf Grund der vorliegenden Versuche verneint werden.

Fagopyrum sagittatum Gilib. und Fagopyrum tartaricum Gärtn.

Gesamtflavonol- und Rutingehalt in den Organen verschiedener Inserierungen

Nachdem an einer aromatischen Pflanze die unterschiedlichen Mengen an Inhaltsstoffen in den Organen verschiedener Inserierungen und verschiedenen Alters nachgewiesen waren, sollten gleiche Untersuchungen an einer glykosidhaltigen Pflanze durchgeführt werden. Dazu wurden die Organe von *Fagopyrum sagittatum* (syn. *Fagopyrum esculentum*) und *Fagopyrum tartaricum* in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung analysiert. Über die Versuchspflanzen und die allgemeine Aufarbeitungsweise wurde im methodischen Teil dieser Arbeit bereits berichtet.

Schon 1860 fand SCHUNCK nach PARIS in *Fagopyrum sagittatum* Rutin. Seit der Arbeit von BRÄNDL und SCHÄRTEL 1912 ist bekannt, daß die Organe des Buchweizens nicht alle den gleichen Rutingehalt besitzen. Von diesen Autoren, sowie von NAGHSKI, KREWSON, PORTER und COUCH 1950, DECAUX 1951 und NÖLL 1955 wurde in den getrockneten Blättern der höchste Rutingehalt gefunden. Nach KUILMAN 1930 und KARSTENS 1939 ist in etiolierten und in normal gewachsenen Keimlingen kein Flavon nachzuweisen. Dagegen fanden NAGAI 1921 und vor allem TROYER 1955 im Hypokotyl und den Keimblättern Flavonole. In den Früchten des Buchweizens ist nach TROYER

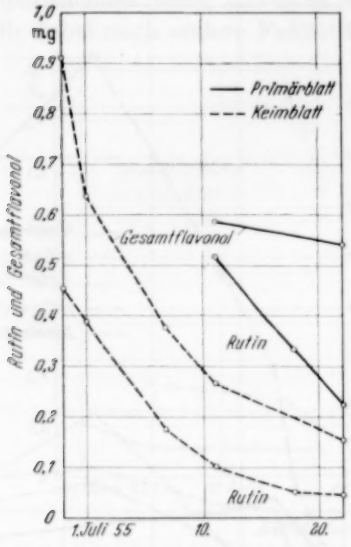


Abb. 1. Gesamtflavonol- und Rutingehalt der Primär- und Keimblätter von Fagopyrum sagittatum. Bezugsgröße: Blattgewicht

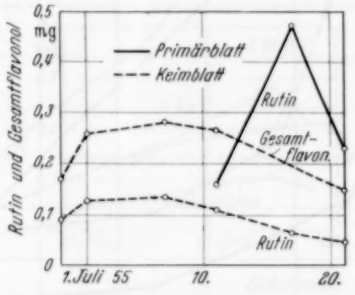


Abb. 2. Gesamtflavonol- und Rutingehalt der Primär- und Keimblätter von Fagopyrum sagittatum. Bezugsgröße: Blattzahl

ebenfalls Rutin vorhanden, während nach COUCH, NAGHSKI und KREWSON 1946 weder Blüten noch Samen das Flavonol enthalten.

Es ist ferner aus den Arbeiten von COUCH, NAGHSKI und KREWSON bekannt, daß der Rutingehalt der Buchweizenpflanze im Laufe ihrer Vegetation einer charakteristischen Schwankung unterliegt. Über den Rutingehalt verschieden alter Organe liegt eine Arbeit von COUCH 1948 vor, der sich allerdings mit den Blättern von *Prunus melanocarpa* beschäftigte. Er konnte in ihnen keine merklichen Schwankungen feststellen. Über die Laubblätter von *Fagopyrum sagittatum* und *Fagopyrum tartaricum* berichtete 1955a und 1955b AHLGRIMM. Von diesen Untersuchungen und denen, die zur Ergänzung an Keimblättern, Früchten und Stengeln gemacht wurden, soll im folgenden berichtet werden.

Die *Keimblätter* von *Fagopyrum sagittatum* enthalten, wie man der Figur 1 entnehmen kann, erhebliche Mengen sowohl Gesamtflavonol als auch Rutin. Dieser Befund deckt sich also mit dem NAGAIS und

TROYERS. Auf Gewicht bezogen, wurde in den jüngsten Stadien — teilweise noch nicht entfaltete Keimblätter — der höchste Flavonolgehalt gefunden. Mit fortschreitender Entwicklung nimmt dieser Wert jedoch ab. Auf Organzahl berechnet, ergibt sich ein ganz anderes Bild (Figur 2). Die Menge Flavonol pro Keimblatt nimmt bis zu einem Maximum zu, das etwa dann erreicht ist, wenn das Primärblatt sich zu entwickeln

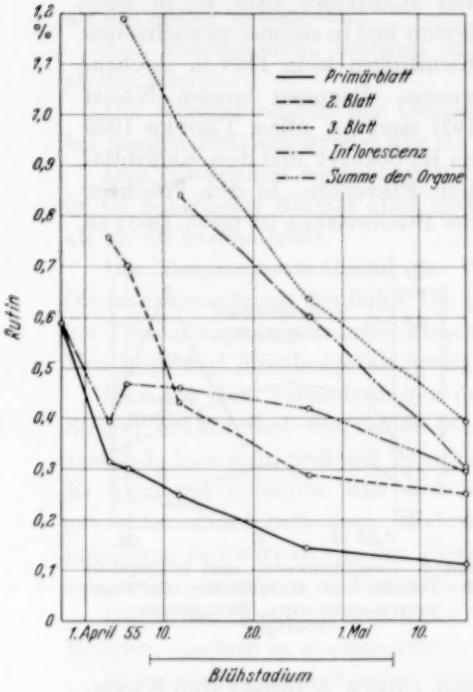


Abb. 3

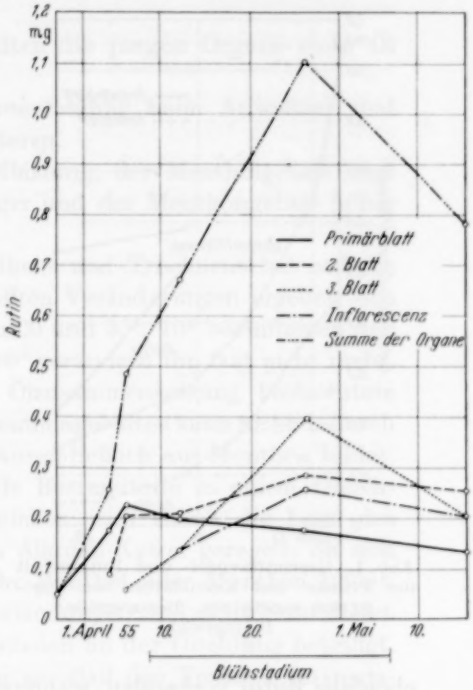


Abb. 4

Abb. 3. Rutingehalt der verschiedenen Organe von Fagopyrum sagittatum. Bezugsgröße: Organgewicht

Abb. 4. Rutingehalt der verschiedenen Organe von Fagopyrum sagittatum. Bezugsgröße: Organzahl

beginnt, um dann wieder abzufallen. Für *Fagopyrum tartaricum* wurden gleichlautende Werte ermittelt, auf deren Wiedergabe deshalb verzichtet wurde.

Bei den *Primärblättern* beider *Fagopyrumarten* ist genau das gleiche festzustellen (Figuren 1—6). Auch hier ist der Rutingehalt, auf Frischgewicht bezogen, im jungen Blatt am höchsten, um dann im Laufe der Entwicklung ständig abzufallen. Auf Blattzahl bezogen, steigt der Rutingehalt bis zu einem Maximum, das beim Primärblatt aber erst im Knospenstadium erreicht wird, um dann wieder abzunehmen. Vergleicht man die absoluten Werte der Primärblattuntersuchungen im

Frühling und im Sommer, so fällt auf, daß die Blätter im Juli bedeutend mehr Rutin entwickelten als die Blätter im März/April. Nach den Untersuchungen von Nick 1953 und Nöll 1955 ist das nicht erstaunlich, denn beide Autoren konnten zeigen, daß die Bildung der Flavonole vom Licht abhängig ist und daß mit steigender Lichtmenge mehr Flavonol gebildet wird. Mit wachsender Tageslänge muß man daher im Hochsommer mehr Rutin in den Blättern erwarten als im Frühling. Ob dabei noch andere Faktoren, wie z. B. Temperatur usw. eine Rolle spielen, muß offenbleiben, da hierüber für Buchweizen noch keine Angaben vorliegen.

Betrachtet man nun in den Figuren 3—6 die Blätter der nächsten Inserierungen, so findet sich

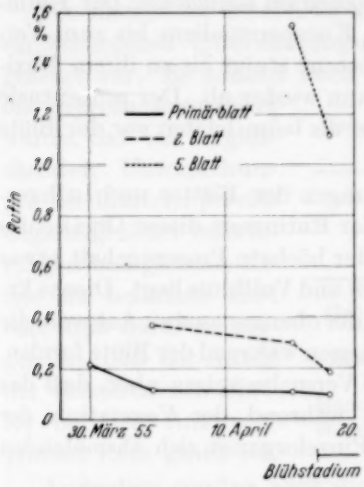


Abb. 5. Rutingehalt der verschiedenen Organe von Fagopyrum tartaricum. Bezugsgröße: Organgewicht

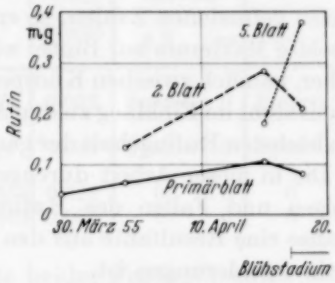


Abb. 6. Rutingehalt der verschiedenen Organe von Fagopyrum tartaricum. Bezugsgröße: Organzahl

bei ihnen die gleiche Gesetzmäßigkeit, die schon bei den Keim- und Primärblättern festgestellt wurde, d. h., der Gehalt, auf Frischgewicht bezogen, fällt von den jungen Stadien bis zu den alten. Auf Blattzahl berechnet steigt die Menge Rutin bis zu einem Maximum, das nun im späten Blühstadium liegt, um dann wieder zu fallen.

Vergleicht man in den Figuren die Rutinzahlen der verschiedenen Blätter einer Pflanze, so fällt auf, daß die Maxima der einzelnen Inserierungen sowohl bei den auf Gewicht bezogenen als auch bei den pro Blatt berechneten Werten nicht gleich groß sind. Die Keimblätter, die zwar in ihrem prozentualen Gehalt höher liegen als die Primärblätter, erreichen diese in ihrem absoluten Gehalt bei weitem nicht. Die Primärblätter besitzen, auf Gewicht bezogen, ein geringeres Maximum als die 2. Blätter und diese wieder ein kleineres als die 3. Blätter. Die absoluten Maxima sind am kleinsten in den Keimblättern und am größten im letzten vor der Blüte gebildeten Blatt. Man kann also für die Blätter beider *Fagopyrumarten* sagen, daß sowohl ihre prozentualen Gehalte

als auch ihre absoluten Mengen um so höher liegen, je später das Blatt von der Pflanze angelegt wird. Eine Ausnahme bilden die auf Gewicht bezogenen Flavonolgehalte der Keimblätter.

Im Gegensatz von COUCH, NAGHSKI und KREWSON 1946 wurden in den Blüten von *Fagopyrum sagittatum* und ebenso von *Fagopyrum tartaricum* erhebliche Mengen Flavonole festgestellt. Ein Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse ist nicht erkennbar. Die für die Blätter gefundenen Gesetzmäßigkeiten gelten auch für die Inflorescenzen. Figuren 3 und 4 zeigen die Werte für *Fagopyrum sagittatum:* Der Rutingehalt, auf Gewicht bezogen, fällt vom Knospenstadium bis zum Verblühen. Die Menge Flavonol pro Inflorescenz steigt bis zu ihrem Maximum während der Vollblüte und fällt dann wieder ab. Der prozentuale und der absolute Gehalt liegen aber tiefer als beim letzten vor der Blüte gebildeten Blatt.

Addiert man die bei den Untersuchungen der Blätter und Inflorescenzen gefundenen Zahlen, so erreicht der Rutinwert dieser Organe das absolute Maximum zur Blüte, während der höchste Prozentgehalt etwas früher, nämlich zwischen Knospenstadium und Vollblüte liegt. Dieses Ergebnis steht im Einklang zu den Angaben der obengenannten Autoren, die den höchsten Rutingehalt der ganzen Pflanzen während der Blüte fanden.

Die in dieser Arbeit durchgeführten Versuche zeigen aber, daß das Steigen und Fallen des Rutingehaltes während der Vegetation der Pflanze eine Resultante aus den in den Einzelorganen sich abspielenden Rutinveränderungen ist.

Tabelle 15. *Fagopyrum sagittatum 1955. Das Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin*

	Ernte:	29. 6.	30. 6.	7. 7.	11. 7.	17. 7.	21. 7.
	Entwicklungsstadium der Pflanze:	2 cm groß, Keimblätter teilweise noch eingerollt	3 cm groß, Keimblattstadium, ohne Primärblattknospe	Keimblattstadium mit Primärblattknospe	Primärblatt und 2 Blatt	Knospenstadium	Knospenstadium, Keimblätter angegilbt
Keimblatt	%-Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin	2,0:1	1,6:1	2,1:1	2,5:1	—	3,5:1
Keimblatt	mg-Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin	2,0:1	1,6:1	2,1:1	2,5:1	—	3,5:1
Primärblatt	%-Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin				1,1:1	—	2,5:1
Primärblatt	mg-Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin				1,2:1	—	2,5:1

Der Übersichtlichkeit halber wurde der Gesamtflavonolwert nur in die Kurve der Keim- und Primärblattuntersuchungen (Figuren 1 und 2) aufgenommen. Es zeigte sich jedoch bei allen Untersuchungen, daß sich das Verhältnis Gesamtflavonol:Rutin im Laufe der Entwicklung zugunsten des Gesamtflavonolwertes ändert, wie es schon bei Ahlgrimm 1955a und b erwähnt wurde. Als Beispiel sind in der Tabelle 15 die Verhältnisse Gesamtflavonol:Rutin für die Kurven der Figuren 1 und 2 angeführt.

Die Blätter der untersuchten *Fagopyrumarten* stellen also keineswegs ein homogenes Untersuchungsmaterial dar, wie man es anzunehmen geneigt war. Es kommt auch hier darauf an, wie es schon bei *Mentha piperita* ausgeführt wurde, daß bei vergleichenden Untersuchungen an Blättern jeweils Organe gleicher Inserierungen und gleichen Alters zu benutzen sind oder daß dafür zu sorgen ist, daß der Anteil der verschiedenen Blätter bei den Analysenproben stets gleich ist.

Tabelle 16. *Fagopyrum sagittatum 1955. Gesamtflavonol- und Rutingehalt in den Früchten*

Material	Gewicht einer Frucht g	Gesamtflavonol		Rutin	
		g-%	mg	g-%	mg
Grüne, unreife Früchte	0,032	Spuren	0	Spuren	0
Braune, junge Früchte	0,044	Spuren	0	Spuren	0
Handelssaat 1954	0,022	0	0	0	0
Handelssaat 1953	0,023	0	0	0	0

Außerdem wurden auch die Früchte beider *Fagopyrumarten* untersucht. Wie schon erwähnt, sollen nach Couch, Naghski und Krewson 1946 die Früchte von *Fagopyrum sagittatum* kein Flavonol enthalten. Troyer stellte dagegen fest, daß im Perikarp und im Embryo Rutin vorkomme, während das Endosperm frei von Flavonolen sei.

Zur Untersuchung kamen grüne, unreife und braune, junge Früchte der diesjährigen Gewächshausaussaaten, sowie Samen des Handels aus verschiedenen Anbaujahren. Alle Samen waren voll keimfähig. Zur Extraktion wurden sie im Porzellanmörser zerstoßen.

Wie aus den Tabellen 16 und 17 hervorgeht, besteht zwischen beiden *Fagopyrumarten* ein Unterschied. Die Früchte von *Fagopyrum*

Tabelle 17. *Fagopyrum tartaricum 1955. Gesamtflavonol- und Rutingehalt in den Früchten*

Material	Gewicht einer Frucht g	Gesamtflavonol		Rutin	
		g-%	mg	g-%	mg
Grüne, unreife Früchte	0,025	0,281	0,071	0,169	0,043
Handelssaat 1954	0,015	0,810	0,123	0,725	0,110
Handelssaat 1952	0,016	0,744	0,117	0,584	0,092

sagittatum enthalten in Bestätigung der Angaben Couchs, Naghskis und Krewsons keine Flavonole. Die bei den unreifen Früchten festgestellten Spuren Gesamtflavonols dürften von Blütenblättern herrühren, die diesen Früchten noch teilweise anhaften. Die Früchte von *Fagopyrum tartaricum* dagegen enthalten bereits in den jüngsten Stadien bedeutende Mengen Gesamtflavonol und Rutin. Der Gehalt scheint mit zunehmender Reife sogar noch anzusteigen. Es soll aber betont werden, daß sich die vorläufigen Aussagen über die negativen Befunde von *Fagopyrum sagittatum*, die im Gegensatz zu den Untersuchungen Troyers stehen, nur auf die in den Tabellen mitgeteilten Analysen beschränken. Es wäre durchaus denkbar, daß bei Versuchen mit Samen, die unter anderen Bedingungen (Herkunft, Boden, Klima) herangezogen wurden, andere Ergebnisse erzielt werden können.

Anschließend sollen die Untersuchungen der Stengel beider Fagopyrumarten besprochen werden. Als Beispiel dazu sind die Analysenergebnisse von *Fagopyrum tartaricum* in der Tabelle 18 gezeigt. Eine Wiedergabe auch der Werte von *Fagopyrum sagittatum* findet sich bei Ahlgrimm 1955b. Während der ersten Entwicklungsstadien der Pflanze wurde immer der ganze Stengel untersucht, später, mit fortschreitendem Wachstum, wurden jedoch die unteren Stengelabschnitte (von der Basis bis zum Keimblattansatz) und die oberen Stengelabschnitte (vom Keimblattansatz bis zur Spitze) getrennt analysiert.

Wie man aus der Tabelle ersieht, enthalten die Stengel schon in ganz jungen Stadien Spuren von Flavonolen. Bei *Fagopyrum sagittatum* sind die Flavonolreaktionen zu diesem Zeitpunkt noch sehr schwach. Bei *Fagopyrum tartaricum* kann man vom Knospenstadium ab Gesamtflavonol und Rutin mit der angewandten Methode quantitativ erfassen, bei *Fagopyrum sagittatum* gelingt das erst im Blühstadium.

Während also bei beiden Arten der Flavonolgehalt im Laufe der Entwicklung zunimmt, enthalten die Stengel von *Fagopyrum tartaricum* immer mehr Gesamtflavonol und Rutin als die von *Fagopyrum sagittatum*.

Weiter entnimmt man der Tabelle, daß sich in den oberen Stengelabschnitten mehr Flavonol als in den unteren befindet.

Die Stengel von *Fagopyrum sagittatum* enthalten immer, besonders aber im Keimlingsstadium und nach der Blüte, wesentlich mehr Anthocyane als die von *Fagopyrum tartaricum*, und zwar ist die Färbung der unteren Stengelabschnitte intensiver als die der oberen.

Obgleich die höheren Flavonolwerte in den Stengeln zu einem Zeitpunkt auftreten, bei dem in den Blättern allgemein eine Flavonolverminderung zu beobachten ist, kann vorläufig nicht entschieden werden, ob es sich dabei um aus den Blättern abtransportierte Flavonole handelt.

Tabelle 18. *Fagopyrum tartaricum 1955. Schwankungen des Flavonolgehaltes in den Stengeln im Laufe einer Wachstumsperiode. Aussaat: 4. 7.*

Ernte:	11. 7.	15. 7.	18. 7.	29. 7.	23. 8.
Entwicklungsstadium der Pflanze:	2—3 cm groß, Keimblattstadium	Primärblatt und Knospe 2. Blatt	Primärblatt, 2. Blatt und Knospe 3. Blatt	4 Blätter, Keimblätter angegilbt	Späte Blüte, untere Blätter vergilbt
Der ganze Stengel					
Gewicht in g	0,047	0,169	0,292	1,200	1,570
Gesamtflavonol in g-%	++	++	++	—	0,146
Rutin in g-%	+	++	++	0,034	0,129
mg-Gesamtflavonol pro Stengel				—	2,296
mg-Rutin pro Stengel.				0,306	2,030
Unterer Stengelabschnitt					
Gewicht in g.			0,246		0,320
Gesamtflavonol in g-%			+		0,122
Rutin in g-%			+		0,113
mg-Gesamtflavonol pro Stengelabschnitt					0,396
mg-Rutin pro Stengelabschnitt					0,367
Oberer Stengelabschnitt					
Gewicht in g			0,046		1,250
Gesamtflavonol in g-%			++		0,152
Rutin in g-%			++		0,133
mg-Gesamtflavonol pro Stengelabschnitt					1,900
mg-Rutin pro Stengelabschnitt					1,663

+ = *Spuren Flavonol*

Ebensowenig kann aus den bisherigen Befunden ein Zusammenhang zwischen Flavonolabnahme und Anthocyanzunahme oder umgekehrt aufgezeigt werden.

Das Reaktionsvermögen der Blätter verschiedener Inserierungen

Wie bei den Pfefferminzuntersuchungen sollte auch bei den Buchweizenarten das Reaktionsvermögen verschieden alter Blätter geprüft werden. Esdorn und Nöll 1955 und Nöll 1955 wiesen bereits darauf hin, daß sie kleinere Unterschiede in ihren Ergebnissen hatten, wenn sie Organe älterer, im Entwicklungsstadium weiter fortgeschrittener *Fagopyrumpflanzen* untersuchten, während die gleichen Versuche mit Organen jüngerer Pflanzen zu markanteren Resultaten führten. Sie vermuten, daß die Organe alter Pflanzen ein schlechteres Reaktionsvermögen besitzen als die Organe junger Pflanzen. Zur Erhärtung dieser Angaben

Tabelle 19. *Fagopyrum sagittatum 1955. Veränderungen des Gesamtflavonol- und Rutingehaltes in den Blättern verschiedener Inserierungen beim Anwelken im Dunkeln bei Zimmertemperatur*

Material	Anwelkzeit	Primärblätter					3. Blätter				
		Gesamtflavonol		Rutin			Gesamtflavonol		Rutin		
		in g-%	± Zunahme in %	in g-%	± Zunahme in %	mg Rutin pro Blatt	in g-%	± Zunahme in %	in g-%	± Zunahme in %	mg Rutin pro Blatt
Aussaat: 16.3.	frisch	0,510		0,302		0,247	0,979		0,878		0,194
Stadium:	4 Tage	0,405	— 20	0,298	— 1	0,244	0,717	— 27	0,690	— 23	0,166
Vollblüte	7 Tage	0,390	— 24	0,282	— 7	0,240	0,695	— 29	0,662	— 26	0,151
Aussaat: 19.3.	frisch	0,375		0,205		0,179	0,664		0,600		0,174
Stadium:	4 Tage	0,348	— 7	0,204	± 0	0,167	0,660	± 0	0,543	— 10	0,153
Vollblüte	7 Tage	0,326	— 13	0,208	± 0	0,168	0,576	— 13	0,499	— 15	0,135
Aussaat: 29.3.	frisch	0,520		0,411		0,300	0,962		0,914		0,121
Stadium:	4 Tage	0,506	— 3	0,398	— 3	0,268	0,930	— 3	0,894	— 2	0,109
Vollblüte	7 Tage	0,484	— 7	0,387	— 6	0,261	0,869	— 10	0,764	— 15	0,102

wurde in eigenen Untersuchungen das Reaktionsvermögen verschieden inserierter, also verschieden alter Blätter derselben Pflanze untersucht.

Der Versuchsanordnung bei den entsprechenden *Mentha*-Versuchen im Prinzip folgend, wurden von Pflanzen gleicher Aussaat Blätter gleicher Inserierungen getrennt geerntet und in verschiedene Portionen aufgeteilt. Von diesen Proben, die jeweils aus der gleichen Anzahl Organe bestanden, wurde sofort das Frischgewicht ermittelt und von einer Probe jeder Inserierung außerdem der Flavonolgehalt bestimmt. Die restlichen Portionen wurden zum Anwelken im Dunkeln auf Filtrierpapier ausgebreitet.

Aus der Literatur ist bekannt, daß der Flavonolgehalt des Buchweizens beim Anwelken abnimmt, wie es von NAGHSKI, KREWSON, PORTER und COUCH 1950, NAGHSKI, BRICE und KREWSON 1952 und NÖLL 1955 beschrieben wurde, wobei NÖLL außerdem fand, daß die Abnahme im Dunkeln größer als im Hellen ist.

Über Anwelkversuche mit Organen einzelner Inserierungen wurde bisher noch nicht berichtet. Wie man aus den Tabellen 19 und 20 ersieht, kommt es sowohl bei alten als auch bei jungen Organen zu einer Abnahme im Flavonolgehalt. Dabei zeigt sich deutlich, daß bei allen drei Aussaaten von *Fagopyrum sagittatum* und auch bei der Aussaat von *Fagopyrum tartaricum* die Abnahme im Primärblatt, bzw. im Primärblatt und 2. Blatt, kleiner ist als in den jüngsten Blättern. Auch die absoluten Flavonolverluste sind im 3. Blatt von *Fagopyrum sagittatum* und im 5. und 6. Blatt von *Fagopyrum tartaricum* wesentlich größer als in den alten Blättern beider Arten.

Tabelle 20. *Fagopyrum tartaricum 1955. Veränderungen des Gesamtflavonol- und Rutingehaltes in den Blättern verschiedener Inserierungen beim Anwelken im Dunkeln bei Zimmertemperatur*

Material	Anwelkzeit	Primärblätter und 2. Blätter					5. und 6. Blätter				
		Gesamtflavonol		Rutin			Gesamtflavonol		Rutin		
		in g-%	± Zunahme in %	in g-%	± Zunahme in %	mg Rutin pro Blatt	in g-%	± Zunahme in %	in g-%	± Zunahme in %	mg Rutin pro Blatt
Aussaat: 14. 3.	frisch	0,450		0,220		0,205	1,304		0,874		0,385
Stadium:	5 Tage	0,361	—20	0,196	—11	0,182	0,995	—24	0,758	—13	0,335
Vollblüte	9 Tage	0,286	—32	0,173	—21	0,161					

In Bestätigung der Aussagen von Esdorn und Nöll kann daher gesagt werden, daß die Veränderungen des Flavonolgehaltes um so größer sind, je jünger die für diese Untersuchungen benutzten Organe waren.

Beobachtungen beim papierchromatographischen Trennungsgang

Beim Isolieren des Rutins mittels Rundfilterchromatographie findet man bei den untersuchten Organen auf dem Papier einen kräftigen Rutinring, während der außenliegende Ring (eventuell Quercetin) nur sehr schwach zu erkennen ist. Die Chromatogramme der Blütenextrakte aber zeigen bei beiden *Fagopyrumarten* einen kräftigen Außenring, der jedoch aus den bei Nöll angegebenen Gründen nicht quantitativ bestimmt werden konnte.

Die in der Literatur beschriebenen R_f-Werte des Glykosids und seines Aglykons differieren sehr. Für Butanol-Eisessig-Wasser (40-10-50) als Entwickler, der auch bei den Untersuchungen dieser Arbeit benutzt wurde, hat Hänsel in Linskens 1955 folgende Werte zusammengestellt:

	Wendner	Bate-Smith	Paris	Hänsel
R_f Quercetin	0,78	0,75	0,75	0,68
R_f Rutin . .	0,34	0,58	0,59	0,37

Die bei den eigenen Versuchen gefundenen R_f-Werte lagen für Rutin zwischen 0,45 und 0,49, für Quercetin zwischen 0,68 und 0,71.

Bei den Papierchromatogrammen der Keimblattextrakte von *Fagopyrum sagittatum* waren im Gegensatz zu allen anderen Organextrakten drei Ringe unter der UV-Lampe zu erkennen, die mit Zirkonoxychlorid anfärbbar waren. Der äußere und der mittlere Ring wurden an Hand von Testsubstanzen als Rutin und Quercetin angesprochen, der innere Ring, der unmittelbar über der roten Zone der Anthocyane lag, besaß nach der aufsteigenden Methode, mit der auch die oben angegebenen

R_f-Werte des Rutins und Quercetins ermittelt wurden, einen R_f-Wert von 0,29 bis 0,32.

Im Rahmen dieser Arbeit war es vor allem wegen Materialmangels nicht möglich, diese neue Substanz näher zu charakterisieren. Man muß wohl annehmen, daß es sich ebenfalls um einen flavonolartigen Körper handelt.

Lange nach Abschluß der mitgeteilten Untersuchungen gelangte die schon mehrfach zitierte Arbeit von TROYER zur Kenntnis des Verfassers. TROYER berichtet über fünf Substanzen in den Keimblättern von *Fagopyrum sagittatum*. Rutin und eine andere dieser Substanzen besitzen einen R_f-Wert von 0,63, eine dritte einen von 0,83, die vierte einen von 0,43 und die fünfte einen R_f-Wert von 0,62. Ob der bei den eigenen Untersuchungen gefundene Rutinring tatsächlich aus drei Flavonolen zusammengesetzt war (Rutin, Substanz mit dem R_f 0,63 und Substanz mit dem R_f 0,62) konnte mit der angewandten Methode nicht ermittelt werden. Es scheint dagegen möglich, daß die Substanz mit dem R_f-Wert 0,43 identisch ist mit der obenerwähnten neuen Verbindung. Die Substanz mit dem R_f-Wert 0,83 ist nach TROYER kein Quercetin.

Zusammenfassung

Von *Fagopyrum sagittatum* GILIB. (syn. *Fagopyrum esculentum* MOENCH) und *Fagopyrum tartaricum* GÄRTNER werden die Blätter, Blüten, Früchte und Stengel während der Entwicklung auf ihren Gesamtflavonol- und Rutingehalt hin untersucht. Mit Ausnahme der Früchte von *Fagopyrum sagittatum* werden in allen analysierten Organen Flavonole gefunden.

Auf Gewicht bezogen enthalten die Blätter und Blüten in den jüngsten Stadien der Entwicklung den höchsten Gesamtflavonol- und Rutingehalt, der dann mit zunehmender Entwicklung der Organe sinkt. Auf Einzelorgan bezogen aber steigt die Flavonolmenge bis zu einem Maximum, um dann wieder zu fallen. Das Maximum der Keimblätter liegt zur Zeit der Primärblattentwicklung, das Maximum des Primärblattes im Knospenstadium, das Maximum der anderen Blätter im Vollblühstadium.

Je später ein Blatt von der Pflanze angelegt wird, desto höher liegt sein auf Gewicht und auf Einzelblatt bezogenes Maximum.

Die Stengel enthalten erst in späteren Stadien (Knospen- bis Blühstadium) meßbare Flavonolmengen, dabei wird in den Stengelabschnitten oberhalb der Keimblätter immer mehr Flavonol gefunden als in den unteren Stengelabschnitten. Die Stengel von *Fagopyrum tartaricum* enthalten immer mehr Gesamtflavonol und Rutin als die Stengel von *Fagopyrum sagittatum*.

Das Verhältnis Gesamtflavonol: Rutin ändert sich bei den untersuchten Organen im Laufe der Entwicklung zugunsten des Gesamtflavonols.

Bei Anwelkversuchen reagieren junge Blätter stärker als ältere.

Im Keimblattextrakt von *Fagopyrum sagittatum* wird eine neue, mit Zirkonoxychlorid zu einer gelbgefärbten Verbindung reagierende Substanz gefunden, deren R_f-Wert zwischen 0,29 und 0,32 liegt.

IV. Diskussion

1950 hat Paech die Frage angeschnitten, ob im biochemischen und physiologischen Stoffwechselgeschehen der verschiedenen sekundären Pflanzenstoffe Zusammenhänge und übereinstimmende Gesetzmäßigkeiten bestehen. In der vorliegenden Arbeit wurde deshalb mit Vertretern verschiedener Familien gearbeitet, deren untersuchte Inhaltsstoffe noch dazu chemisch völlig verschiedenen Verbindungsklassen angehören.

Aus einer Gegenüberstellung der Ergebnisse der *Mentha-* und der *Fagopyrumuntersuchungen* ergab sich unter diesem Gesichtspunkt folgendes:

Sowohl die untersuchten Terpene als auch die untersuchten Flavonole zeigen während der Vegetation in den einzelnen Blattorganen eine eigene Kurve, die sich bei den Blättern verschiedener Inserierungen weder zeitlich noch in ihrer Größe deckt.

Die absoluten Maxima der untersuchten Stoffe liegen bei den zuerst angelegten Blättern vor den absoluten Maxima der folgenden Blätter.

Die Regelmäßigkeit, mit der dieses Bild wiederkehrt, spricht dafür, daß sowohl das Flavonolglykosid als auch die Terpene am Ort ihrer Bildung abgelagert werden, daß also kein Transport in der Pflanze stattfindet.

Im Gehalt und in der Zusammensetzung des ätherischen Öles sowie im Flavonolgehalt tritt zur Zeit der Blüte eine deutliche Umkehrung auf. Welches dafür der entscheidende Faktor ist (z. B. Blütenanlegung, Befruchtung), kann auf Grund der vorliegenden Arbeit nicht entschieden werden.

Das stärkere Reaktionsvermögen der jüngeren Blätter von *Mentha piperita* und den *Fagopyrumarten* beim Anwelken ist eine Bestätigung der in der Literatur vertretenen Ansicht, daß die sekundären Stoffwechselumsetzungen in den jungen Stadien der Blattentwicklung besonders rege sind. Dieser Befund ist außerdem durch die Untersuchungen an den Blättern verschiedener Inserierungen während der Vegetation untermauert.

In den späten Stadien nimmt die Menge der sekundären Stoffe in den Organen wieder ab. Über ihren Verbleib jedoch kann man

noch keine Aussagen machen. Während man bei den ätherischen Ölen bisher allein die Verdunstung dafür verantwortlich machen muß, da nach heutigen Anschauungen eine Wiedereinbeziehung der „Exkrete" in den Stoffwechsel nicht in Frage kommt, liegen die Verhältnisse bei den Gykosiden des Buchweizens natürlich anders. Käme allein der Zuckeranteil dem Energiehaushalt der Pflanze zugute, so müßte die Menge des Aglykons ständig wachsen. Da dies aber nach den vorliegenden Untersuchungen nicht der Fall ist, muß man annehmen, daß auch das Quercetin in irgendeiner Form in den Stoffwechsel der Pflanze wieder einbezogen wird.

Ergeben sich also Unterschiede in dem noch nicht näher bekannten Abbau der in dieser Arbeit untersuchten Substanzen, so konnten für die Bildung der sekundären Stoffe einige Parallelen aufgezeigt werden. Solche übereinstimmenden Beziehungen sind auch zu erwarten, da die Bildung der sekundären Stoffe in engem Zusammenhang zum Kohlenhydrat- und Eiweißstoffwechsel steht.

Im ganzen gesehen wurde aber auch durch die vorliegende Arbeit aufgezeigt, welche Fülle von Fragen noch zu lösen ist, um dem Problem der Biogenese sekundärer Stoffe näherzukommen.

Die vorliegende Arbeit wurde unter Leitung von Frau Prof. Dr. Ilse Esdorn angefertigt.

Für die Überlassung des Themas, die wertvollen Anregungen und die stete Förderung meiner Arbeit gilt Frau Prof. Esdorn mein besonders herzlicher Dank.

Herrn Prof. Dr. K. Egle danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Staatsinstitut für Angewandte Botanik, Herrn Prof. Dr. W. Mevius für die Bereitstellung von Anbauflächen im Botanischen Garten und im Zentralschulgarten und Herrn Dr. K. Garber für die Unterstützung bei der Anzucht der Versuchspflanzen auf dem Versuchsfeld in Wulfsdorf.

Auch Herrn Prof. Dr. H. Engel gilt mein Dank für die Durchsicht der Fermentuntersuchungsergebnisse.

Durch die dankenswerte Bereitstellung eines Elko II durch die Deutsche Notgemeinschaft war es möglich, die photometrischen Messungen mit diesem Gerät durchzuführen.

Literatur

Ahlgrimm, E.-D.: Über den Gesamtflavonol- sowie den Rutingehalt verschieden alter Blätter bei Fagopyrumarten. Naturwiss. **42**, 465—466 (1955a). — Beiträge zur Frage der Biogenese sekundärer Stoffwechselprodukte dargestellt an Mentha piperita und an Fagopyrumarten. Diss. Hamburg 1955b. — Bacon, Jenison and Kremers: J. Amer. pharmac. Assoc., sci. Edit. **12**, 1074 (1924). Nach Guenther 1948, III. — Baerheim Svendson, A., u. E. Drottning: Inaktivierung der Peroxydase des Gummischleims. Dansk Tidsskr. Farmaci **27**, 129 (1953). — Balls, A. K., and F. E. Arana: J. ind. eng. Chem. **33**, 1073 (1941). Nach Ber. Schimmel & Co. 1942/43, 41—43. — Bauermeister, I., u. U. Hagenström: Der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Wertbestimmung von Drogen mit ätherischem Öl. Dtsch. Apotheker-Ztg **95**, 960—961 (1955). — Beketowski, O. N.: Einfluß einer verschiedenen Lichtspannung auf die japanische Minze, Mentha arvensis L. var. piperascens (aus dem Kabinett der Arzneipflanzen des

kubanischen landw. Institutes), Krasnodar. 1928. Ref. Heil- u. Gewürzpflanzen **12**, 35 (1930). — Bode, H. R.: Der Einfluß des Lichtklimas auf die Eigenschaften der Droge bei der Gartensalbei (Salvia offic. L.). Heil- u. Gewürzpflanzen **19**, 33 (1940). — Brandl, J., u. G. Schärtel: Untersuchungen über das Fagopyrum-Rutin. Arch. Pharmaz. **250**, 414—417 (1912). — Brooks, B. T.: J. Amer. chem. Soc. **34**, 67 (1912). — Brückner, K.: Untersuchungen an Mentha piperita L., über den Gehalt an ätherischem Öl, über Ertrag, Düngung und Transpiration. Pharmazie **8**, 69—78 (1953). — Chance, B.: J. of biol. Chem. **151**, 553 (1943). Zit. bei Maehly 1949/50, siehe dort. — Charabot, E.: Recherches sur la genèse des composés de la série du menthol dans les plantes. C. r. Acad. Sci. (Paris) **130**, 518 (1900). — Charabot, E., et Lalone: C. r. Acad. Sci. (Paris) **139/40** (1904/05). — Chotin, A. A.: Die Ansammlung von ätherischem Öl bei Pfefferminze unter dem Einfluß des äußeren Mediums. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **72**, 965—968 (1950). Ref. Pharmaz. Z.-halle Dtschl. **91**, 201. — Couch, J. F.: The occurence of rutin in a wild cherry, Prunus melanocarpa. J. Amer. chem. Soc. **70**, 256—257 (1948). — Couch, J. F., J. Naghski and C. F. Krewson: Buckwheat as a source of rutin. Science (New York) **103**, 197—198 (1946). — Decaux, F.: Les principales sources végétales de la rutine. Rev. de Phytothérapie **15**, 151—152 (1951). — Derx, H. G.: Proc. nederl. Akad. Wetensch. **45**, 718, 844 (1942). Zit. bei Maehly, 1949/50, siehe dort. — Diemair, W., u. H. Häusser: Zur Kenntnis der Peroxydasen. Ein neues colorimetrisches Bestimmungsverfahren mit 2,6-Dichlorphenol-Indophenol und l-Ascorbinsäure im Pulfrich-Photometer. Z. analyt. Chem. **122**, 12—24 (1941a). — Zur Kenntnis der Peroxydasen. Über das Vorkommen von Peroxydasen in pflanzlichen und tierischen Stoffen. Z. analyt. Chem. **122**, 173 (1941b). — Diemair, W., H. Janecke u. J. Idstein: Enzymatische Aktivitätsveränderung im Hafer. Stärke **2**, 243—250 (1950). — Doman, N. G.: Peroxydase bei Guttapercha bildenden Pflanzen. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **71**, 1081—1084 (1950). — Duquesnois, P., et P. Baise: Mise en évidence et essai de localisation des diastases oxydantes dans la digitale pourprée. Bull. Soc. Chim. biol. (Paris) **33**, 1822—1825 (1951). — Esdorn, I.: Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Faktoren auf den ätherischen Ölgehalt an absterbenden Pflanzen. Phytopathol. Z. **2**, 433 bis 443 (1951). — Weitere Untersuchungen zur Biogenese der ätherischen Öle. Planta medica **2**, 192 (1954). — Esdorn, I., u. G. Bruns-Runge: Untersuchungen über den Gehalt an ätherischem Öl und Kampfer in Ocimum canum Sims. Pharmazie **4**, 70—77 (1949). — Esdorn, I., u. G. Nöll: Untersuchungen über tagesperiodische Schwankungen im Gehalt an Flavonolen bei Fagopyrumarten. Planta (Berl.) **45**, 376—378 (1955). — Fischer, R., u. H. Resch: Eine einfache Azulenbestimmung in der Kamille. Pharmaz. Z.-halle Dtschl. **91**, 265—270 (1952). — Flück, H.: The influence of climate on the active principles in medicinal plants. J. of Pharmacy a. Pharmacol. **7**, 361—383 (1955). — Gerstein, L. A.: Der Stoffwechsel in den Samen von Aleuritis Fordii Hemsl. beim Keimen. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **72**, 1091—1094 (1950). Ref. C. C., 1951, I, 346. — Gleisberg, W., u. M. Hartrott: Die postmortale Abnahme des Ölgehaltes im Kraut von Thymus vulgaris. Pharmazie **8**, 276 (1953). — Gordon, S. M.: Oxydasen von Mentha piperita. Bot. Gaz. **85**, 110—115 (1928). Ref. C. C. 1928, I, 3005. — Grahle, A.: Zur Lokalisation des ätherischen Öles im Sproß von Mentha piperita. Pharmazie **10**, 494—500 (1955). — Grebinski, S. O.: Biochimija **10**, 379 (1945). Zit. bei Doman, siehe dort. Gretschuschnikow, A. J., u. N. N. Jakowlewa: Änderung der Peroxydaseaktivität bei krebsresistenten und krebsempfindlichen Kartoffelsorten. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **73**, 207—208 (1950). Ref. C. C. 1951, I, 347. — Gubanow, G. J.: Störung des Kohlehydratstoffwechsels unter Einwirkung von Tanniden bei von der Welkekrankheit befallenen Baumwollpflanzen. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **71**, 565—568 (1950). Ref. Chem. Zbl. 1951, I, 347. — Guenther, E.: The Essential.

Oils, Vol. I—VI. New York-London-Toronto: D. van Nostrand Company, Inc. 1948. — HACKFORTH-JONES, G. J.: 1951. Ref. C. C. 1952, 1417. — HÄNSEL, R., u. L. HÖRHAMMER: Phytochemisch-systematische Untersuchung über die Flavonglykoside einiger Polygonaceen. Arch. Pharmaz. **287**, 189—198 (1954). — HAGENSTRÖM, U.: Die Problematik der Wertbestimmung von Drogen mit ätherischem Öl. Vortrag gehalten auf der 3. Arbeitstagg der Dtsch. Ges. für Arzneipflanzenforschung und -therapie e.V. in Bad Harzburg vom 7. 9. bis 9. 9. 1955. — HARTZLER, E. R., and N. B. GUERRANT: Wirkung des Blanchierens und der Gefrierlagerung von Gemüsen auf den Ascorbinsäuregehalt und die Aktivität gewisser Enzyme. Food Res. **17**, 15—23 (1952). Ref. C. C. 1953, 3488. — HEGNAUER, R.: Enkele beschouwingen omtrent de physiologie van vluchtige olien. Pharmac. Tijdschr. Belgie **28** (1951). — Über den ätherischen Öl- und Carvon-Gehalt einheimischer Minzearten. Ber. schweiz. Bot. Ges. **63**, 90—102 (1953a). — Bezugsgröße und Interpretation der Resultate bei pharmakognostischen Untersuchungen. Pharmac. Acta Helvetiae **28**, 354—368 (1953b). — HENDERSON, H. J.: Chemist and Druggist **79**, 216 (1911). Ref. Ber. Schimmel & Co. 1911 (Okt.) 70. — HERRLINGER, F., u. F. KIERMEIER: Inaktivierung und Regeneration wärmebehandelter Peroxydaselösungen. Biochem. Z. **317**, 1—12 (1944). — HÖRHAMMER, L., u. R. HÄNSEL: Der Peroxydasegehalt, ein Maßstab für das Alter der Droge. Arch. Pharmaz. **284**, 110—114 (1951a). — Nachweis und Bestimmung von Rutin neben Quercetin. Arch. Pharmaz. **284**, 276—280 (1951b). — HOFMANN, E., u. E. LATZKO: Zur Methode vergleichender Enzymbestimmungen in Pflanzen. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde **66**, 65—71 (1954). — IHLOFF, M.-L.: Die Zusammensetzung des ätherischen Öles von Anethum graveolens L. in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren. Diss. Hamburg 1955. — JUD, J.: Untersuchungen über die Trocknung von Labiatendrogen. Ber. schweiz. Bot. Ges. **50**, 19—98 (1940). — KAISER, H., u. W. LANG: Über die Bestimmung des ätherischen Öles in Drogen. Dtsch. Apotheker-Ztg **91**, 163 (1951). — KALITZKI, M.: Untersuchungen über die qualitativen Veränderungen des ätherischen Öles von Mentha piperita L. und Anethum graveolens L. mit besonderer Berücksichtigung des Welkevorgangs. Pharmazie **9**, 61—82 (1954). — KARSTENS, W. K. H.: Anthocyanin and anthocyanin formation in seedlings of Fagopyrum esculentum Moench. Rec. Trav. bot. néerl. **36**, 85—179 (1939). — KIERMEIER, F.: Über das Verhalten der Fermente beim Blanchieren. Dtsch. Lebensmittel-Rdsch. **4**, 75—77 (1947). — KIERMEIER, F., u. F. HERRLINGER: Biologische Einflüsse auf die Hitzeeinwirkung der Peroxydase in Pflanzengeweben. Biochem. Z. **322**, 106—112 (1951). — KLEBER, C.: Privatmitteilung 1914. Ber. Schimmel & Co., 1914, 1, 79. — KOELLE, G.: Untersuchungen über die Drüsenschuppen des Blatt-Majoran und ihre Beeinflussung durch Düngung, Wassermangel und Beschattung. Pharmazie **8**, 426—435 (1953). — KRUSHILIN, A. Ss., A. O. SAURALOW u. J. A. MICHALEW: Der Einfluß höherer Temperatur auf die oxydativen Prozesse in den Pflanzen von Kohl, Tomate und Kartoffel. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **77**, 917—920 (1951). — KUILMAN, L. W.: Physiologische Untersuchungen über die Anthocyane. Rec. Trav. bot. néerl. **27**, 287—416 (1930). — LANGSTON, R., and A. C. LEOPOLD: Photoperiodic responses of peppermint. Proc. Amer. Soc. horticult. Sci. **63**, 347—352 (1954). — LAPPIN, G. R., and L. C. CLARK: Colorimetric method for determination of traces of carbonyl compounds. Analyt. Chemistry **23**, 541—542 (1951). — LEIMBACH-BOURNOT: Die ätherischen Öle. Monographien über chemisch-technische Fabrikationsmethoden, Bd. XXI. Halle (Saale): W. Knapp 1951. — LEMLI, J. A. J. M.: Dosage des menthone, menthol et menthofurane dans l'essence de Menthe. Localisation des menthofurane dans la plante. Ann. pharmac. franç. **12**, 275 (1954). — De vluchtige olie van Mentha piperita L. gedurende de ontwikkeling van de plant. Diss. Groningen 1955. — LINSKENS, H. F.: Papierchromatographie in der Botanik. Berlin-Göttingen-Heidelberg:

Springer 1955. — LUBIMENKO, V. N., u. M. NOVIKOFF: Die Bildung des ätherischen Öles im Basilikum bei verschiedener Intensität des Lichtes. Schr. angew. Bot. (russ.) **1924**. Ref. Amer. Perfumer **10**, 265 (1925). — LUBIMENKO, V. N. nach H. RUDOLPH: Über die Einwirkung des farbigen Lichtes auf die Entstehung der Chloroplastenfarbstoffe. Planta (Berl.) **21**, 104—155 (1934). — LUNDEGÅRDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 4. Ausg. Jena 1954. — MAEHLY, A. C.: Vom Stand der Peroxydaseforschung. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforsch. **3**, 115—138 (1949/50). — MATTHIAS, W.: Halbmikromethode zur Serienbestimmung von ätherischem Öl, Estermenthol, Menthol und Menthon. Züchter **23**, 161—167 (1953). — MICHAILOWA, L. W.: Über den Stoffwechsel von Pflanzen nach der Jarowisation. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **64**, 857—860 (1949. Ref. C. C. 1950, I, 307. — MICHLIN, D. M., u. S. Ss. BRONOWITZKAJA: Oxydierende Fermente und der Grad der Polymerisation des Pflanzenkautschuks. Ber. Akad. Wiss. UdSSR. **71**, 1089—1091 (1950). Ref. C. C. 1950, II, 2981. — MICHLIN, D. M., u. K. V. PSHEUMOWA: Oxydations-Enzyme und die Anhäufung von Gummi in den Wurzeln von Kok-Saghyz. Biochimija **16**, 5—11 (1950). Ref. Chem. Abstracts **45**, 5247a (1951). — MIKHALOW: Maslobiono Zhirovoe Delo **1929**, Nr 11, 63. Ref. Chim. et Ind. **23**, 1225 (1930). Zit. bei FLÜCK 1955, siehe dort. — MORITZ, O.: Über die Bestimmung des Gehaltes an ätherischem Öl bei Drogen. Arch. Pharmaz. **267**, 822 (1938). — Grundlagen und Praxis der Wertbestimmung aromatischer Drogen. Dtsch. Apotheker-Ztg **55**, 507, 516 (1940). — Einführung in die allgemeine Pharmakognosie, 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1953. — NAGAI, I.: A genetico-physiological study on the formation of anthocyanin and brown pigments in plants. J. Coll. Agric. **8**, 1 (1921). Zit. bei KARSTENS 1939, siehe dort. — NAGHSKI, J., B. A. BRICE and C. F. KREWSON: Production of buckwheat leaf meals with high rutin content. Amer. J. Pharmacy **124**, 297—306 (1952). — NAGHSKI, J., C. F. KREWSON, W. L. PORTER and J. F. COUCH: Factors affecting the rutin-contents of dried buckwheat-meals. J. Amer. pharmac. Assoc. sci. Edit. **39**, 696—698 (1950). — NAKAMURA, Y., and T. SHIMOMURA: J. agric. chem. Soc. Japan **23**, 10 (1949). Ref. Ber. Schimmel & Co. 1951, 98. — NAVES, Y. R., et R. CORTESI: A propos de l'estérification dans les végétaux. Ann. pharmac. franç. **4**, 112—121 (1946). — NICK, E.: Beiträge zur Physiologie der Gerbstoffe und Flavonfarbstoffe bei Polygonum Bistorta L. Pharmazie **8**, 940—950 (1953). — NÖLL, G.: Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Faktoren auf den Flavonolgehalt von Fagopyrum esculentum und Fagopyrum tartaricum. Pharmazie **10** (1955). — PAECH, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. In Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Teil 2. Berlin: Springer 1950. — Die Differenzierung der Ölzellen und die Bildung des ätherischen Öles bei Asarum europaeum. Z. Bot. **40**, 53—66 (1952). — PARIS, M. R.: Le rutoside (rutine), sa préparation à partir de diverses espèces et variétés de sarrasin cultivées en France. Ann. pharmac. franç. **7**, 21—26 (1949). — PARRY, E. J., and G. FERGUSON: Chemist and Druggist **125**, 408 (1936). Ref. Ber. Schimmel & Co., 1937, 64. — PLANK, R.: Handbuch der Kältetechnik, Bd. 9. Berlin: Springer 1952. — PONDA, O. L.: Ansammlung von ätherischem Öl bei verschiedenen Kräften des Lichtes bei dem Basilikumkraut. Work of North Caucasian Institut of special and technical cultures (Krasnodar), Vol. I, 2, 45. Ref. Heil- und Gewürzpflanzen **15**, 149 (1933/34). — PONTOWITSCH, W. E.: Die Änderung der Aktivität der oxydierenden Fermente (Polyphenoloxydasen) mit dem Wachstum der Pflanzen. Biochimija **14**, 460—466 (1949). Ref. C. C. 1950, I, 1110. — PURR, A.: Zur Bestimmung pflanzlicher Peroxydasen. Biochem. Z. **321**, 1—18 (1950). — RABAK, F.: Der Einfluß der Kultur und der klimatischen Verhältnisse auf die Ausbeute und Beschaffenheit des Pfefferminzöles. U. S. Dep. Agric. Bull. Nr 454, 1916. Ref. Ber. Schimmel & Co., 1917, 39. — RUBIN, B. A., u. TSCHETWERIKOWA: Oxydierende Fermente des Weißkohls.

Nachr. Akad. Wiss. UdSSR., biol. Ser. **1951**, 120—131 (1951). Ref. C. C. 1951, II, 3602. — Russel, G. A.: The influence of climatic conditions on the yield and quality of oil of Mentha arvensis var. piperascens L. J. Amer. pharmac. Assoc. sci. Edit. **14**, 679—686 (1925). — Schratz, E.: Zur Frage der Beurteilung des Wirkstoffgehaltes von Arzneipflanzen. Planta medica **2**, 161—171 (1954). — Schratz, E., u. M. Spaning: Der Einfluß des Standortes auf den Gehalt an ätherischem Öl bei Labiaten. Dtsch. Heilpflanze **5**, 37 (1943). — Schunck, E.: Mem. lit. Phil. Soc. Manchester **15**, 122 (1860). Zit. bei Paris 1949, siehe dort. — Simon, O.: Die Gewinnung ätherischer Öle. Handbuch der praktischen und wissenschaftlichen Pharmazie, Bd. II, S. 816—840 (1935). Zit. bei Moritz 1938, siehe dort. — Sobolewskaja: Trans. Sci. Chem. Pharm. Moscow **19**, 194 (1928). Zit. bei Flück 1955, siehe dort. — Stahl, E.: Der Einfluß der Destillationsdauer und der Wasserstoffionenkonzentration auf die Ausbeute an Azulen und ätherischem Öl bei der Schafgarbe. Pharmaz. Industr. **14**, 262—265, 305—307 (1952a). — Ist der Proazulengehalt der Schafgarbe genetisch oder umweltbedingt? Pharmazie **7**, 863—868 (1952b). — Troyer, J. R.: The distribution of rutin and other flavonoid substanzes in buckwheat seedlings. Plant Physiol. **30**, 168—173 (1955). — Tschirch, A., u. O. Oesterle: Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig: Chr. Herm. Tauchnitz 1900. — Tucakov, J.: Variations of percentage of essential oil in diverse organs of the Salvia officinalis L. (cultivated). Perfum. essent. Oil. Rec. July 1955. — Wallerstein, J. S., R. T. Alba, M. G. Hale and H. Levy: Biochim. et biophysica Acta **1**, 327 (1947). Zit. bei Maehly 1949/50, siehe dort. — Wegner, E.: Zur Frage der ätherischen Ölbildung aromatischer Blattdrogen während der Trocknung. Pharmazie **7**, 327—331 (1952). — Wehmer, C., u. Hadders: Systematische Verbreitung und Vorkommen der Enzyme, im Handbuch der Pflanzenanalyse, G. Klein, Bd. 4, S. 861—907. Wien 1933. — Weiling, F.: Über volumetrische Untersuchungen an den Labiatendrüsen der Pfefferminze (Mentha piperita L.). Arch. Pharmaz. **284**, 185—196 (1951). — Willstätter, R., u. A. Stoll: Über Peroxydasen. Liebigs Ann. Chem. **416**, 21—64 (1918).

Dr. E.-D. Ahlgrimm, Hamburg-Fuhlsbüttel, Hermann-Löns-Weg 41

Planta, Bd. 47, S. 299—302 (1956)

Aus dem Staatlichen Weinbauinstitut Freiburg i. Br.

ZUR ABGABE VON NUCLEOLUSSTOFFEN AN DAS CYTOPLASMA

Von

EBERHARD WOLL

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. Januar 1956)

A. Einleitung

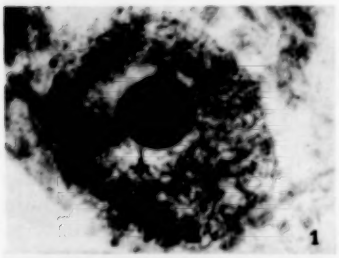
Es ist bei tierischen und vor allem bei normalen und pathologischen menschlichen Zellen wiederholt festgestellt worden, daß im Nucleolus angesammelte Ribonucleoproteide unmittelbar an das Cytoplasma abgegeben werden (z. B. ALTMANN 1949, 1952 und 1955). Dabei handelt es sich meist um Stoffmengen, die an sich keine bestimmte Form besitzen. Sie zerfließen aber nicht etwa schon im Kernraum. Entweder liegt der Nucleolus unmittelbar an der Kernmembran, die dort zeitweilig lokal unterbrochen ist, oder die vom Nucleolus zu der Öffnung der Kernmembran wandernden Substanzen werden durch chromosomale Strukturen vom übrigen Kernraum getrennt.

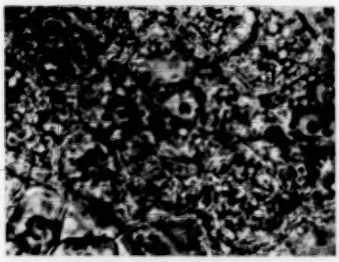
B. Mikroskopische Befunde

1. Ergebnisse früherer eigener Arbeiten. In vorhergehenden Untersuchungen (WOLL 1954a—c) wurde wiederholt ein Austritt von Substanz aus Nucleolen bestimmter pflanzlicher Zellen festgestellt (Abb. 1). Die meist außergewöhnlich großen Nucleolen der betreffenden Zellsorten besitzen sehr häufig im Innern runde bis ovale Strukturen, die sich mit Eisencarmin oder Hämatoxylin nicht so stark anfärben wie die übrige Masse des Nucleolus. Sie sehen deshalb wie Vacuolen aus. Die Substanzmengen, die augenscheinlich aus den Nucleolen und später auch aus dem Kern auswandern (auf diesen Vorgang konnte auf Grund der Bilder fixierter Zellen geschlossen werden), sehen in Form und Anfärbung so aus wie die beschriebenen Nucleoluseinschlüsse. Es wurde deshalb ebenfalls angenommen, daß die Substanz im Nucleolus gebildet wird, sich dort zu den scheinbar vacuolenartigen Strukturen zusammenlagert und schließlich aus dem Nucleolus in den Kernraum und das Cytoplasma übertritt. Dabei besitzen die Stoffmengen eine deutlich sichtbare Begrenzung gegen den Kernraum.

Die Beobachtungen wurden zuerst bei Gallen gemacht, wo besonders die sehr eiweißreichen Zellen der Nährgewebe die Erscheinung zeigen.

Es handelte sich um Gallen, die von Insekten sehr verschiedener systematischer Stellung (5 Cynipiden = Gallwespen, 1 Gallmilbe und 1 Gallmücke) auf Pflanzen ebenfalls unterschiedlicher systematischer Zuordnung (4 Arten aus 3 verschiedenen Reihen) erzeugt wurden. Die beschriebenen Bilder finden sich aber offenbar auch in Zellen normaler Gewebe. In Kernen aus dem Fruchtknoten von *Scrophularia canina* war der Substanzaustritt so stark, daß er zuweilen einem Zerfall des Nucleolus nahekam. Neuerdings ließ sich auch in Kernen der einzelligen Wollhaare junger Blätter von *Vitis vinifera* ein Austritt von Nucleolarsubstanz aufzeigen.





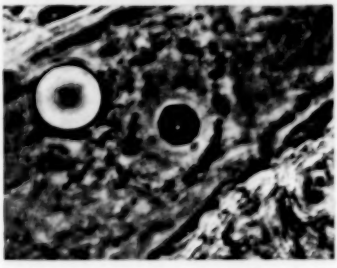


Abb. 1. Kern einer Zelle der Knospengalle von *Biorrhiza pallida* auf *Quercus sessiliflora*. Substanzaustritt aus dem Nucleolus. Eisencarmin-Quetschpräparat nach Fixierung mit Alkohol: Eisessig = 3:1. 1000mal

Abb. 2. Lebende Zellen einer Perldrüse von *Vitis vinifera* im Phasenkontrast. 330mal

Abb. 3. Kern einer lebenden Perldrüsen-Zelle mit Substanzaustritt aus dem Nucleolus; links am Kernrand ein Lipoidtropfen; Phasenkontrast. 900mal

II. Beobachtungen an Perldrüsen von Vitis. „Nucleolusvacuolen" sowie ausgewanderte Nucleolarsubstanz konnte bisher nur an fixiertem und gefärbtem Material nachgewiesen werden. Eine Deutung als Fixierungsartefakte wäre zwar sehr erzwungen gewesen, war jedoch nicht mit letzter Sicherheit auszuschließen. In den sogenannten Perldrüsen von *Vitis vinifera* stand nun ein Objekt zur Verfügung, das sich als günstig für die Lebenduntersuchung erwies. Nach WALTER (1921) sind diese bis zu 1 mm großen, ungefärbten, durchscheinenden Gebilde, die zu gewissen Zeiten und unter bestimmten Umständen in geringerer oder größerer Anzahl auf Blättern und grünen Stengeln der Weinrebe auftreten, „Emergenzen, die aus einer flachen Epidermisschicht mit einer Spaltöffnung an der Spitze und großen, dünnwandigen, plasmaarmen Innenzellen bestehen" (vgl. Abb. 4). „Die Perldrüsenbildung wird durch Anhäufung von Salzen in den an die Atemhöhle grenzenden Zellen und nachherige starke Wasseraufnahme hervorgerufen. Die Zellen vergrößern dabei enorm ihr Volumen, stülpen sich hervor und heben die über ihnen liegende Epidermis mit der Spalt-

öffnung empor. Dabei tritt tropfige Entmischung des Protoplasmas und vor allen Dingen der Chloroplasten ein. Der grüne Farbstoff wird zerstört, und die Lipoide scheiden sich als Fetttropfen ab. Die in den Chloroplasten enthaltene Stärke wird diastatisch bis zum Erythrodextrin und noch weiter gespalten, wobei eine starke Quellung eintritt."

Die Emergenzen wurden zunächst 30 min lang in einem Gemisch von 3 Teilen Alkohol und 1 Teil Eisessig fixiert, einige Tage in Eisencarmin (vgl. WOLL 1954a) gefärbt, unmittelbar vor der Untersuchung in 50%iger Essigsäure oder Essigsäurecarmin (je nach Färbungsgrad) auf dem Objektträger ganz kurz gekocht und anschließend gequetscht. Es konnte festgestellt werden, daß sich auch hier die Einschlüsse in den Nucleolen befinden, und daß ebenfalls eine Abgabe von tropfig bis kugelig geformter Nucleolarsubstanz stattfindet. Dies gilt für die kleineren Kerne und Nucleolen der Epidermiszellen wie für die um vieles größeren der Innenzellen.

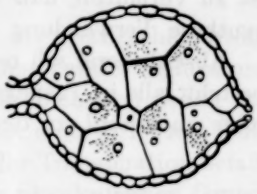


Abb. 4. Schematischer Längsschnitt durch eine Perldrüse; nach KROEMER aus MÜLLER (1930)

Zur Lebenduntersuchung kamen die Perldrüsen unmittelbar von der Pflanze in einen Wassertropfen auf dem Objektträger. Nachdem das Deckglas leicht angedrückt war (wobei ein Aufplatzen einiger Innenzellen nicht zu vermeiden ist), konnten die Strukturen auch der Kerne mit Hilfe der Phasenkontrastmethode[1] sichtbar gemacht werden (Abb. 2). Schon nach kurzer Zeit tritt aber offenbar eine Schädigung des Protoplasmas ein, so daß die Beobachtung auf die ersten Minuten zu beschränken ist, in welchen die Cytoplasmaströmung noch klar zu sehen ist. Hier konnten nun mehrfach sowohl die „Nucleolusvacuolen" als auch der Substanzaustritt aus dem Nucleolus eindeutig festgestellt und sogar photographiert werden (Abb. 3). Es kann sich also nicht um irgendwelche Artefakte handeln. Die Gefahr, die bei Phasenkontrastmikroskopie sehr groß ist, daß nämlich Strukturen, welche in einer anderen optischen Ebene liegen, in der Beobachtungsebene irgendwelche Strukturen vortäuschen, wurde sorgfältig beachtet. Ein solcher Irrtum kann deshalb als ausgeschlossen gelten.

Diskussion

Die Deutung des nunmehr durch die Lebenduntersuchung gesicherten Phänomens geht davon aus, daß es meist in Zellen festgestellt wurde, die einen regen Eiweißaufbau durchführen. Am deutlichsten ist das bei den sehr eiweißreichen Nährzellen der Gallen, die das Material

[1] Das Mikroskop Stativ-W von Carl Zeiss wurde dankenswerterweise von der Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt.

zu der Proteinsynthese offenbar aus kurz zuvor abgebauter Stärke gewonnen haben. Nach einer Theorie vor allem der Schule Caspersson's (vgl. z. B. Caspersson 1950), die auf Grund von Absorptionsmessungen im ultravioletten Bereich entwickelt wurde, findet in stark eiweißbildenden Zellen eine Wanderung basischer Eiweiße vom Nucleolus zur Kernmembran hin statt. Es wird nun angenommen, daß dieser Stofftransport in den oben beschriebenen Fällen ein solches Ausmaß erreicht, daß die Substanz in geformter, mikroskopisch sichtbarer Gestalt als „Vacuole" im Nucleolus in Erscheinung tritt, dann aus ihm ausgestoßen wird, um eventuell auch aus dem Kern in das Cytoplasma überzutreten. Dabei wird sie augenscheinlich resorbiert. Es ist zu vermuten, daß die Stoffe direkt oder indirekt bei der Eiweißsynthese Verwendung finden.

Abschließend soll noch bemerkt werden, daß keineswegs die Absicht besteht, alle in Präparaten eventuell auftretenden vacuolenartigen Gebilde und dergl. zu den hier behandelten Strukturen zu rechnen.

Zusammenfassung

In früheren Untersuchungen (Woll 1954a—c) waren an fixiertem und gefärbtem Material wiederholt vacuolenartige Nucleoluseinschlüsse und aus dem Nucleolus ausgetretene geformte Substanzmengen festgestellt worden. Durch Phasenkontrastuntersuchungen konnten dieselben Strukturen in Perldrüsen von *Vitis* in vivo beobachtet und photographiert werden. Ihre reale Existenz ist demnach gesichert. Sie werden mit einer gesteigerten Eiweißsynthese der Zelle in Zusammenhang gebracht.

Literatur

Altmann, H. W.: Über die Abgabe von Kernstoffen in das Protoplasma der menschlichen Leberzelle. Z. Naturforsch. **4b**, 138—144 (1949). — Über den Funktionsformwechsel des Kernes im exokrinen Gewebe des Pankreas. Z. Krebsforsch. **58**, 632—645 (1952). — Zur Morphologie der Wechselwirkung von Kern und Cytoplasma. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. **1955**. — Caspersson, T. O.: Cell Growth and Cell Function. New York 1950. — Müller, K.: Weinbau-Lexikon. Berlin 1930. — Walter, H.: Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen. Flora (Jena) **114**, 187—231 (1921). — Woll, E.: Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen. Z. Bot. **42**, 1—29 (1954a). — Untersuchungen über die cytologische Differenzierung einiger Pflanzengallen. Planta (Berl.) **43**, 477—494 (1954b). — Austritt von Nucleolarsubstanz in Nährzellen von Gallen. 8. Internat. Bot. Congr. Sect. 8, 283—284 (1954c).

Dr. E. Woll, Staatl. Weinbauinstitut Freiburg i. Br.

Planta, Bd. 47, S. 303—322 (1956)

Aus dem Meteorologischen Institut der Universität München
(Leitung: Prof. Dr. Rudolf Geiger)

VERDUNSTUNG UND TAU ALS GLIEDER DES WÄRMEHAUSHALTS

Von
Gustav Hofmann

Mit 2 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. März 1956)

Die doppelte Bedeutung der Transpiration als pflanzlichen Stoffwechselvorgangs (Physiologie) und als Teils des Landesverdunstung (Geobotanik) hat es mit sich gebracht, daß sich Botaniker schon seit langem (Brown u. Escombe 1905, weitere Literatur siehe B. Huber 1956) eingehend mit der Physik der Evaporation und der Transpiration befaßt haben. Dieses Bemühen um ein Verständnis der physikalischen Grundlagen kommt auch darin zum Ausdruck, daß sich im eben erschienenen Band 3 des Handbuchs der Pflanzenphysiologie der Meteorologe Thornthwaite im Kapitel „The air as a water absorbing medium" mit dem Einfluß der Luft auf die Verdunstung auseinandersetzte. Wie die im gleichen Band erschienenen Beiträge Hubers „Die Evaporation" und „Die Temperatur pflanzlicher Oberflächen" zeigen, spielen rein physikalisch-meteorologische Gesichtspunkte bei der Aufklärung der Gesetzmäßigkeiten der Transpiration eine wesentliche Rolle

Das Tauproblem wurde in neuerer Zeit fast ausschließlich von Botanikern bearbeitet, denen wesentliche Fortschritte in der Taumeßtechnik (Leick 1932), aber auch in der Mikrometeorologie und der Klimatologie des Taufalles zu verdanken sind.

Es erscheint daher zweckmäßig, vor einem botanischen Forum über Weiterentwicklungen zu berichten, die auf *energetischer* Grundlage Verdunstung und Taufall in ihrer Abhängigkeit von den meteorologischen Parametern darzustellen gestatten.

Wenn man von der Verdunstung und vom Taufall spricht, so interessiert zunächst meist deren Rolle im Rahmen des Wasserhaushaltes. Größenordnungsmäßig kann man sagen, daß in Mitteleuropa einem Niederschlag von 700 mm a^{-1} (= mm/Jahr) eine Verdunstung von knapp 500 mm a^{-1} gegenübersteht. Der Rest von 200 mm a^{-1} fließt ab. Die Werte, welche etwa auch denen entsprechen, die Reichel (1952) als Mittel für die Landflächen der Erde errechnete, sollen nur rohe Anhaltspunkte sein. Gegenüber dem oben angeführten mittleren Niederschlag von 700 mm a^{-1} erscheint der Taufall (+ Reif) mit vielleicht

20 ... 30 mm a^{-1} relativ unbedeutend. Wenn er im folgenden zusammen mit der vielfach größeren Verdunstung behandelt wird, so geschieht dies deswegen, weil beiden Erscheinungen die gleichen physikalisch-meteorologischen Gesetzmäßigkeiten zugrunde liegen. Wie später noch ausführlicher dargetan wird, unterscheiden sich die Verdunstung und die Taubildung eigentlich nur durch ihr Vorzeichen. Demgegenüber beruht die Bildung von Regen, Schnee usw., aber auch die des Nebels und seiner Ablagerungsformen auf ganz anderen Vorgängen, die hier nicht betrachtet werden sollen.

Zur Verdunstung ist neben der trivial erscheinenden Voraussetzung von Wasser vor allem *Energie* erforderlich. Bei 1 g Wasser benötigt man etwa 600 cal, bei Eis sind es wegen der zusätzlichen Schmelzwärme rund 680 cal. Daß diese Energiemengen nicht gering sind, sieht man daran, daß zur Erwärmung der gleichen Wassermenge von Zimmertemperatur bis zum Siedepunkt nur etwa der 8. Teil nötig ist und die 600 cal ausreichen, um 1 cbm Luft, das ist das 10^6-fache Volumen bzw. die 1200-fache Masse, um 2° C zu erwärmen.

Zur Verdunstung der oben erwähnten 500 mm a^{-1} sind also rund 30000 cal $cm^{-2}a^{-1}$ nötig. Dieser Betrag erscheint zunächst gering, wenn man ihn mit der aus der Solarkonstante von 1,94 cal cm^{-2} min^{-1} im Mittel über die Erde zu über 250000 cal $cm^{-2}a^{-1}$ errechneten Energiezufuhr von der Sonne vergleicht. Von dieser Energie kommt aber wegen der Reflexion an den Wolken und der Absorption in der Atmosphäre nur ein Teil als direkte Sonnenstrahlung bzw. als diffuse Himmelsstrahlung zur Erdoberfläche. FLEISCHER (1954), dessen Arbeit auch die anderen hier noch angeführten Strahlungswerte entnommen sind, hat diese Globalstrahlung aus Messungen des Meteorologischen Observatoriums Hamburg in den Jahren 1953/54 zu 77600 cal $cm^{-2}a^{-1}$ ermittelt. Entsprechend der Albedo wird ein Teil (hier 81%) absorbiert, der Rest reflektiert. Zu diesen kurzwelligen Strahlungsströmen kommt die langwellige Gegenstrahlung der Atmosphäre (240600 cal $cm^{-2}a^{-1}$), die im Mittel über das Jahr und auch meist im Einzelfall von der Ausstrahlung des Bodens (268900 cal $cm^{-2}a^{-1}$) übertroffen wird. Die Summe all dieser Strahlungsströme, die Strahlungsbilanz, stellt den wirklichen Energiegewinn der Erdoberfläche durch die Strahlung dar, der für die Umwandlung in andere Energieformen zur Verfügung steht. Die aus den obigen Komponenten errechnete Strahlungsbilanz von 34900 cal $cm^{-2}a^{-1}$ und der am gleichen Observatorium direkt gemessene Wert von 36400 cal $cm^{-2}a^{-1}$ stimmt gut mit den in Quickborn bei Hamburg von FRANKENBERGER (1954) ermittelten von 33730 cal $cm^{-2}a^{-1}$ überein. Das runde Mittel von 35000 cal $cm^{-2}a^{-1}$ liegt nur wenig über dem für die gleichzeitige Verdunstung notwendigen Betrag. Man wird also kaum fehlgehen mit der Annahme, daß im mitteleuropäischen Raum die Höhe der

Verdunstung wesentlich durch die Zufuhr von Strahlungsenergie bestimmt wird. Zumindest zeigt aber diese Gegenüberstellung, daß es vorteilhaft sein wird, die Gesetzmäßigkeiten der Verdunstung im Hinblick auf den Wärmehaushalt zu untersuchen.

1. Der Wärmehaushalt einer feuchten Fläche

Betrachtet man den Wärmehaushalt einer feuchten, frei der Strahlung und den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzten Fläche, so kann man im wesentlichen vier Energieströme unterscheiden:

S: Die Strahlungsbilanz ist gleichsam der Saldo (BAUMGARTNER 1955) der auf die Fläche fallenden und der von ihr weggehenden Strahlungsströme, die schon oben näher gekennzeichnet wurden.

B: Die aus dem Körper, den die Fläche begrenzt, kommenden Wärmeströme können von einer Temperaturänderung des Körpers herrühren, aber auch durch Festkörperwärmeleitung aus Körpern anderer Temperatur stammen oder durch andere Vorgänge im Körper erzeugt werden (Gefrieren, Schmelzen, Assimilation, Atmung, eventuell Heizung u. ä.).

L: Hat die Fläche eine andere Temperatur (ϑ) als die umgebende Luft (ϑ_L), so fließt zur Fläche ein Wärmestrom

$$L = -\alpha_L (\vartheta - \vartheta_L) . \qquad (1)$$

Der Koeffizient α_L, Wärmeübergangszahl genannt, hängt vor allem von der Form der Fläche und der Windgeschwindigkeit (v) ab. Für eine ebene, tangential angeströmte Fläche können die beiden folgenden Wertereihen für Flächen von 3 bzw. 50 cm Ausdehnung in der Strömungsrichtung als Richtwerte (ECKERT 1949) dienen.

Tabelle 1. *Mittlere Wärmeübergangszahlen für ebene, tangential angeströmte Flächen in mcal $cm^{-2} min^{-1} grad^{-1}$*

v	0,1	0,5	2	10 m sec^{-1}
3 cm:	10	20	50	100
50 cm:	3	7	14	30

Die Werte für 3 cm können etwa als charakteristisch für Blätter dieser Größe, das Filterpapier eines Piche-Evaporimeters o. ä. angesehen werden. HUBER (1935) hat an Modellscheiben und Blättern von ihm „Wärmeaustauschkoffizienten" genannte Werte ermittelt, die nach Abzug der hier nicht berücksichtigten Strahlungsübergangszahl ($\approx$ 8 mcal $cm^{-2} min^{-1} grad^{-1}$) etwa diesen Werten entsprechen. Die Werte für 50 cm können, wie FRANKENBERGER (1955) zeigte, als Anhaltspunkt für die Wärmeübergangszahl einer Rasenfläche (mittlere Höhe etwa 25 cm, Windmessung in 2 m Höhe) gelten.

V: Einer ganz ähnlichen Gesetzmäßigkeit wie der Wärmeübergang gehorcht der Wasserdampfübergang, also die Verdunstung und die Taubildung. Die mit dem Wasserdampf transportierte Verdunstungswärme kann man bei einer nassen Fläche nach G. HOFMANN (1955) durch

$$V = -\frac{0{,}690\, r}{b\, c_p}\, \alpha_L\, (E - e_L) \tag{2}$$

ausdrücken, wobei r die Verdampfungswärme (Tabelle 2), b der Luftdruck, c_p die spezifische Wärme der Luft bei konstantem Druck ($\approx 0{,}24$ cal $g^{-1}grad^{-1}$), α_L die Wärmeübergangszahl (Tabelle 1), E der Sättigungsdampfdruck entsprechend der Temperatur der Fläche ϑ (siehe E_L für ϑ_L in Tabelle 2) und e_L der Dampfdruck der Luft ist.

Neben diesen vier Wärmeströmen können in Einzelfällen noch andere eine Rolle spielen, so z. B. der Wärmeinhalt des Niederschlags. Im allgemeinen können sie aber vernachlässigt bzw. in Sonderfällen leicht zusätzlich berücksichtigt werden. S, B, L und V werden positiv gerechnet, wenn Wärme zur Fläche fließt, d. h. die Verdunstung entspricht negativen, die Kondensation positiven V-Werten. Sie werden wie die Strahlungsströme meist in cal $cm^{-2}min^{-1}$ ($= 70$ mW cm^{-2}) angegeben. Da die Fläche als solche keine Energie aufzunehmen vermag, muß immer

$$S + B + L + V = 0 \tag{3}$$

sein.

Aus der Energiebilanzgleichung (3) kann man, wie der Verf. an anderer Stelle (HOFMANN 1955) ausführlich darlegte, mit Hilfe von (1) und des etwas umgeformten (2) über die Temperaturdifferenz $\vartheta - \vartheta_L$ schließlich zu einer Gleichung für den Wasserdampfstrom von der Luft zur Fläche (Taubildung) bzw. umgekehrt (Verdunstung) kommen. In dieser thermodynamischen Verdunstungs- bzw. Tauformel

$$W = \frac{V}{r} = -\omega_s\, (S + B) - \omega_V\, \alpha_L\, (1 - \varphi) \tag{4}$$

sind die Koeffizienten

$$\omega_S = \frac{1}{r}\, \frac{1}{1 + \dfrac{b\, c_p}{0{,}690\, r} \Big/ \dfrac{dE}{d\vartheta}} \tag{5a}$$

$$\omega_V = \frac{1}{r}\, \frac{1}{1 + \dfrac{b\, c_p}{0{,}690\, r} \Big/ \dfrac{dE}{d\vartheta}} \cdot \frac{E_L}{\dfrac{dE}{d\vartheta}} \tag{5b}$$

reine Temperaturfunktionen, die man aus den Angaben von Tabellenwerken leicht berechnen kann. Ihre Werte (für $b = 760$ Torr) sind zusammen mit denen einiger anderer hier wichtiger Temperaturfunktionen in Tabelle 2 angegeben.

Tabelle 2. *Die Koeffizienten der thermodynamischen Verdunstungsformel und einige andere Größen in Abhängigkeit von der Temperatur*

ϑ_L	0	10	20	30	°C
ω_S	0,72	0,98	1,20	1,37	mg cal^{-1}
ω_V	9,8	14,7	19,4	23,9	mg grad cal^{-1}
r	597	592	586	580	cal g^{-1}
E_L	4,6	9,2	17,5	31,8	Torr
$dE/d\vartheta$	0,33	0,62	1,08	1,83	Torr $grad^{-1}$
$r\omega_S$	0,43	0,58	0,70	0,80	
$r\omega_V$	5,9	8,7	11,4	13,9	grad

Die Koeffizienten werden hier und im weiteren Verlauf der Arbeit als reine Funktionen der Lufttemperatur ϑ_L angesehen. Dies ist solange richtig, als man den Differenzenquotienten $(E_L - E)/(\vartheta_L - \vartheta)$ durch den Differentialquotienten $dE/d\vartheta$, d. h. die Dampfdruckkurve durch ihre Tangente im Punkte ϑ_L ersetzen kann. Eine Berücksichtigung der Krümmung ist prinzipiell möglich, doch soll im Hinblick auf die Durchsichtigkeit der weiteren Darstellung von dieser Komplizierung abgesehen werden.

Betrachtet man zunächst die energetischen Verhältnisse, so sieht man, daß sich der Verdunstungswärmestrom aus zwei Teilen zusammensetzt

$$V_S = -r\omega_S (S + B) \tag{6a}$$

$$V_V = -r\omega_V \alpha_L (1 - \varphi). \tag{6b}$$

Der erste Teil V_S, den man Strahlungsanteil nennen kann, ist dem $S + B$ proportional, d. h. der um den Wärmestrom aus dem Körperinneren (Boden) vermehrten Strahlungsbilanz. Der Koeffizient $r\omega_S$ (Tabelle 2) gibt dabei an, mit welchem Nutzeffekt das Energieangebot zur Verdunstung ausgenutzt wird. Dieser Nutzeffekt steigt mit der Temperatur. Er ist bei 20° C (0,70) knapp doppelt so groß wie bei 0° C (0,43). V_S ist unabhängig von der Ventilation und der Luftfeuchtigkeit.

Der zweite Teil V_V, den man Ventilations-Feuchteanteil nennen kann, ist dem Produkt aus der Wärmeübergangszahl α_L und dem relativen Sättigungsdefizit $1 - \varphi$ proportional. Der Koeffizient $r\omega_V$ (Tabelle 2) ist ein Maß dafür, um wieviel die Fläche wärmer sein müßte, wenn sie ohne Verdunstung die gleiche Wärme abgeben soll wie als verdunstende Fläche bei wasserdampffreier Luft. Auch hier ist der Effekt bei 20° C (11,4 grad) etwa doppelt so groß wie bei 0° C (5,9 grad). V_V ist unabhängig von der Energiezufuhr durch Strahlung und aus dem Körperinneren.

Zerlegt man ebenso wie den Verdunstungswärmestrom V auch den Strom fühlbarer Wärme L in zwei Teile

$$L_S = -(1 - r\omega_S)(S + B) \tag{7a}$$

$$L_V = r\omega_V \alpha_L (1 - \varphi), \tag{7b}$$

so kann man auch die Energiebilanzgleichung (3) in zwei Teile aufspalten

$$S + B + L_S + V_S = 0 \tag{8a}$$

$$L_V + V_V = 0\,. \tag{8b}$$

An einer feuchten, der Strahlung und den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzten Oberfläche laufen gleichsam zwei Energieumsetzungen nebeneinander her. Sie überlagern sich zwar in den resultierenden Wärmeströmen L und V, hängen aber in einfacher und leicht übersehbarer Weise jeder für sich von jeweils anderen meteorologischen Parametern ab. Mit Hilfe der Tabelle 1 und 2 sowie von plausiblen Annahmen

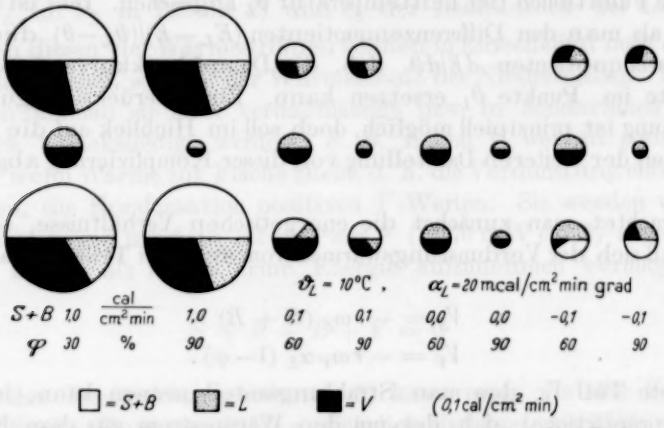


Abb. 1. Die Energiebilanz einer nassen frei exponierten Oberfläche

über die meteorologischen Parameter ist es leicht möglich, einige charakteristische Beispiele zusammenzustellen. Um die Übersichtlichkeit zu wahren, ist es nötig, die Zahl der Variablen einzuschränken. Neben dem schon bei Tabelle 2 angenommenen Luftdruck $b = 760$ Torr wird die Lufttemperatur $\vartheta_L = 10^0$ C und $\alpha_L = 20$ mcal cm^{-2}min^{-1}grad^{-1} (Tabelle 1) der folgenden Berechnung zugrunde gelegt.

Die Energiezufuhr $S + B$ ist wesentlich durch die Strahlungsbilanz bestimmt. Hier sollen vier Fälle unterschieden werden

$$S + B = 1{,}0 \quad 0{,}1 \quad 0{,}0 \quad -0{,}1 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}.$$

Weiter sollen bei jedem Wert $S + B$ zwei relative Luftfeuchtigkeiten (30 bzw. 60 und 90%) unterschieden werden, um den Einfluß dieses Parameters etwas aufzuzeigen.

Abb. 1 zeigt für die acht gewählten Kombinationen der meteorologischen Elemente die einzelnen Anteile des Energiehaushaltes in Form von Kreisdiagrammen, wobei die Flächen den Energieströmen proportional sind. Die oberen Kreishälften stellen die Energiezufuhr, die unteren

die Energieabgabe dar. Dabei entspricht die erste Zeile der Kreise dem Strahlungsanteil des Energieumsatzes gemäß (8a). Die Größe der Kreise, d. h. der Energieumsatz ist durch das Energieangebot $S + B$ bestimmt. Die Verteilung des ankommenden Energiestromes auf L_S und V_S hängt von der Temperatur ab. Mit steigender Temperatur wächst V_S auf Kosten von L_S. Ventilation und Feuchte sind ohne Einfluß. Die zweite Zeile der Kreise entspricht dem Ventilations-Feuchteanteil gemäß (8b). Hierbei wird die Energie in Form des L_V der Luft entnommen und ihr in latenter Form als Verdunstungswärme V_V wieder zugeführt. Die Größe der Kreise, d. h. der Energieumsatz, wächst mit der Temperatur, der Ventilation und dem Sättigungsdefizit. Die Strahlung hat keinen Einfluß. Die dritte Zeile der Kreise entspricht der Summe der beiden Anteile, d. h. der Gesamtenergiebilanz gemäß (3), wobei nur die resultierenden Energieströme berücksichtigt sind.

Die ersten beiden Gruppen mit $S + B = 1{,}0$ cal cm^{-2}min^{-1} sollen (abgesehen von $\vartheta_L = 10^0$ C) etwa die Verhältnisse an einem Sommermittag ohne (merkliche) Bewölkung wiedergeben. Unter diesen Verhältnissen ist der Energieumsatz fast ausschließlich durch die Strahlung bestimmt. Selbst bei der geringen relativen Luftfeuchtigkeit von 30% vermag das Ventilations-Feuchteglied das Gesamtbild nicht entscheidend zu beeinflussen. Dies zeigt auch der geringe Unterschied zwischen 30 und 90% relativer Feuchte, wobei eine Luftfeuchtigkeit von 90% bei so starker Einstrahlung nur selten vorkommen dürfte und hier mehr des Kontrastes wegen gewählt wurde.

Ganz anders sieht es bei $S + B = 0{,}1$ cal cm^{-2}min^{-1} aus. Dieser Wert soll etwa die Verhältnisse an stark bewölkten Tagen oder auch in den Morgen- und den Abendstunden schöner Tage wiedergeben. Hier sind die Beträge der Energieumsetzungen durch die beiden Anteile etwa gleich. Dies hat zur Folge, daß bei 60% relativer Feuchte die Strahlungsenergie zur Deckung der Verdunstungswärme nicht ausreicht und diese teilweise aus der Luft kompensiert werden muß. Im Gegensatz zu den beiden ersten Fällen, in denen die Fläche immer merklich wärmer war als die Luft, ist sie im dritten Fall etwas kälter, im vierten bei geringerer Verdunstung jedoch wieder etwas wärmer.

Immer kälter ist sie bei $S + B = 0{,}0$ cal cm^{-2}min^{-1}. Dieser Wert tritt bei sehr dicker geschlossener Wolkendecke auf, wenn die Sonne tief steht, und vor allem in bedeckten Nächten. Da $S + B$ fehlt, entspricht der Gesamtwärmeumsatz dem des Ventilations-Feuchte-Anteils. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die energetischen Verhältnisse in diesem Fall die gleichen sind wie bei einem idealen Psychrometer. Die Fläche hat die sogenannte „Feuchttemperatur", die von der Ventilation unabhängig ist.

Etwa von gleicher Größe sind die beiden Anteile des Energieumsatzes bei $S + B = -0{,}1$ cal $cm^{-2}min^{-1}$, welcher Wert den Verhältnissen in klaren Nächten nahekommt. Der Energieverlust durch die Ausstrahlung wird durch die Zufuhr von Wärme in fühlbarer (L_S) und latenter (V_S) Form gedeckt. Dem ist der Ventilations-Feuchte-Anteil des Energieumsatzes überlagert, so daß bei niedriger relativer Feuchte (60%) insgesamt noch die Verdunstung überwiegt, während bei hoher relativer Feuchte (90%) Taufall eintritt. Die Temperatur der Fläche liegt immer unterhalb der Lufttemperatur.

2. Die Verdunstung

Was sagt nun die thermodynamische Verdunstungsformel

$$W = W_S + W_V = -\omega_S (S + B) - \omega_V \alpha_L (1 - \varphi) \qquad (4)$$

über die Gesetzmäßigkeiten der Verdunstung aus?

Wie der Ausdruck für den Strahlungsanteil der Verdunstung W_S zeigt, wird ein Teil der durch $S + B$ zur Oberfläche gelangenden Energie als latente Verdunstungswärme an die Luft abgegeben. Diese Abgabe ist unabhängig von den Ventilations- und Feuchteverhältnissen in der Luft. Sie erfolgt also insbesondere auch dann, wenn die Luft den Wasserdampfstrom (in Gasform) gar nicht aufzunehmen vermag. Wir kennen diese Erscheinung des zwangsweisen Abtransports selbst in gesättigte Luft aus dem Rauchen der Waken oder im Winter bei uns aus dem Rauchen der Flüsse und Seen (siehe u. a. ROSSMANN 1934) oder in der wärmeren Jahreszeit aus dem Rauchen der Wälder (ROSSMANN 1952), Äcker (SCHMAUSS 1918, LANDECK u. UHLIG 1952), Straßen und Dächer nach Niederschlägen. Diese Fälle, wo es so augenscheinlich gezeigt wird, daß der Strahlungsanteil der Verdunstung immer erzeugt wird ohne Rücksicht auf die Ventilation und die Luftfeuchtigkeit, sind natürlich selten, da bei den meisten Verdunstungsvorgängen die Luft nicht gesättigt ist.

Bei fehlender Sättigung tritt zum Strahlungsanteil W_S der Verdunstung der Ventilations-Feuchte-Anteil W_V, der energetisch sozusagen Selbstversorger ist. Immer wird dabei Wärme (L_V) der Luft entnommen und zur Verdunstung (V_V) verbraucht. W_V ist dem Sättigungsdefizit proportional oder — wie es in der Meteorologie so anschaulich heißt — dem Dampfhunger. W_V wächst mit zunehmender Ventilation.

Die Gesamtverdunstung W ist die Summe der beiden Teilbeträge, die — jeder für sich — in einfacher, leicht übersehbarer Weise von den meteorologischen Parametern abhängen. Da, von Spezialfällen abgesehen, die beiden Anteile ihrer Größenordnung nach gleich sind, kann man im allgemeinen nicht erwarten, daß sich einer gegenüber dem anderen ver-

nachlässigen läßt und sich das (von der Oberflächentemperatur freie) Verdunstungsgesetz zu einem Produkt vereinfacht.

Die Enttäuschung der — man kann vielleicht sagen — übertriebenen Erwartung bezüglich der Einfachheit eines auf den meteorologischen Daten beruhenden Verdunstungsgesetzes war es wohl auch, die neben vielen anderen THORNTHWAITE (1956) veranlaßte, dem (absoluten und relativen) Sättigungsdefizit jede Brauchbarkeit zur Darstellung der Verdunstungsgesetze abzusprechen. Dem ist nicht so. Die bisherigen Ausführungen dürften wohl gezeigt haben, daß das Sättigungsdefizit eine durchaus brauchbare Größe für die Darstellung der Abhängigkeit der Verdunstung von den meteorologischen Parametern ist. Das Gleiche ließe sich wie für das relative Sättigungsdefizit $1-\varphi$ leicht für andere analoge Feuchtegrößen wie das absolute Sättigungsdefizit, die Psychrometerdifferenz oder die Taupunktsdifferenz zeigen, doch soll hier nicht näher darauf eingegangen werden. Man muß sich nur einmal damit vertraut machen, *daß der Dampfhunger der Luft nicht die einzige Ursache für die Verdunstung ist* und daß ein Gesetz nicht unbedingt die angenehme Form eines Produkts haben muß. Wie die einleitenden Überlegungen schon nahelegten und wie im folgenden noch gezeigt werden wird, ist der Strahlungsanteil der Verdunstung, der von der Ventilation und Feuchte unabhängig ist, im Mittel über das Jahr bei uns sogar größer als der in den meisten Verdunstungsgesetzen ausschließlich betrachtete Ventilations-Feuchte-Anteil.

An dieser Überschätzung des Ventilations-Feuchte-Anteiles sind aber nicht zuletzt auch unsere sogenannten „Verdunstungsmesser" wie Atmometer, Evaporimeter, WILDsche Waage u. a. schuld. So wird die WILDsche Waage, von der eine Unzahl von Messungen aus den verschiedensten Orten mitunter in langen Reihen vorliegen, üblicherweise in der meteorologischen Hütte aufgestellt und ist damit dem Strahlungseinfluß fast völlig entzogen. Sie kann also die Abhängigkeit der Verdunstung von den meteorologischen Parametern nur in der Art des Ventilations-Feuchte-Anteils W_V liefern. Zu einer Gesetzmäßigkeit dieser Art kommen denn auch die meisten Untersuchungen, von denen als eine der neueren die von GÖHRE (1952) erwähnt werden soll. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei vielen der Atmometer und Evaporimeter, ob sie nun weiße Scheiben (z. B. PICHÈ, NÄGELI), Kugeln (LEISTNER-ROBITZSCH, LIVINGSTON) oder Zylinder (MITSCHERLICH) benutzen. Nur WALTER (siehe 1950) hat der Bedeutung der Strahlung für die Verdunstung dadurch Rechnung zu tragen versucht, daß er grüne Scheiben für das Piche-Evaporimeter verwendet. Wie Parallelversuche mit poikilohydren Pflanzen (Boss 1952) gezeigt haben, wird dadurch eine gute Übereinstimmung im Gang der Verdunstung zumindest zwischen diesen beiden Objekten erreicht. Freilich kann man auf diese Weise die wahre Verdunstung

leider auch nicht erfassen, da, ganz abgesehen von den biologischen Einflüssen, die Belüftung des frei aufgehängten Piche-Evaporimeters meist besser ist als die natürlicher Objekte und so der Ventilations-Feuchte-Anteile zu stark in das Meßergebnis eingeht. Allerdings ist man auf diesem Weg den natürlichen Verhältnissen um ein erhebliches Stück näher gekommen.

In der folgenden Tabelle 3 sind die Verdunstungswerte aufgeführt, die den in Abb. 1 dargestellten Kombinationen meteorologischer Elemente entsprechen. Da die entsprechenden Witterungssituationen schon früher besprochen wurden, erübrigt es sich an dieser Stelle.

Tabelle 3. *Die Verdunstung einer frei exponierten nassen Fläche*

S cal / cm² min	φ %	W_S mm / h	W_V mm / h	W mm / h
1,0	30	−0,59	−0,12	−0,71
1,0	90	−0,59	−0,02	−0,61
0,1	60	−0,06	−0,07	−0,13
0,1	90	−0,06	−0,02	−0,08
0,0	60	0,00	−0,07	−0,07
0,0	90	0,00	−0,02	−0,02
−0,1	60	+0,06	−0,07	−0,01
−0,1	90	+0,06	−0,02	+0,04

Die thermodynamische Verdunstungsformel gilt für die Augenblickswerte oder allenfalls noch für homogene kürzere Zeitabschnitte, also beispielsweise Stundenwerte. Bei längeren Zeitabschnitten kann das Rechnen mit Mittel- bzw. Summenwerten zu erheblichen Fehlern führen, da die einzelnen Parameter zwar physikalisch, nicht aber meteorologisch voneinander unabhängig sind.

Immerhin ergeben sich auch hier plausible Werte. So findet man für einen schönen Sommertag mit einer Mitteltemperatur von 20° C, einer mittleren Feuchte von 70%, einer mittleren Windgeschwindigkeit von 2 m sec^{-1} (d. h. bei Rasen nach Tabelle 1 $\alpha_L = 14$ mcal $cm^{-2} min^{-1} grad^{-1}$) und einer Strahlungsbilanzsumme von 350 cal $cm^{-2} d^{-1}$ ein $W_S = -4{,}2$ mm d^{-1} und ein $W_V = -1{,}2$ mm d^{-1}, also eine Gesamtverdunstung von 5,4 mm d^{-1}. Mit den Jahresmittelwerten von München: $\vartheta_L = 7{,}7°$ C, $v = 3{,}2$ m sec^{-1}, $\varphi = 75\%$ und einer Strahlungsbilanzsumme von 35000 cal $cm^{-2} a^{-1}$ findet man $W_S = -322$ mm a^{-1} und $W_V = -314$ mm a^{-1}. Die so berechnete Jahresverdunstung von 636 mm ist um knapp 10% größer als der von KERN (1954) mit Hilfe hydrologischer und klimatologischer Daten für München ermittelte Wert von 578 mm. Diese Berechnungen können natürlich nur rohe Anhaltspunkte ergeben. Mehr soll es auch nicht sein.

Nun bezogen sich die bisherigen Überlegungen eigentlich gar nicht auf eine natürliche Oberfläche, sondern auf eine künstliche, nämlich auf eine ebene feuchte Fläche von etwa $^1/_2$ m im Quadrat, die waagerecht der Ventilation und der Strahlung ausgesetzt ist. Die natürlichen Verdunster sind aber — wenn man von nackten Bodenoberflächen und reinen Wasserflächen absieht — Vegetationsbestände, also Waldungen, Wiesen und Felder. Die wirklichen verdunstenden Flächen sind dort Blätter und andere Pflanzenteile.

Hier kann zunächst nur die Richtung angedeutet werden, in der die Anpassung der eingangs abgeleiteten Formeln liegen muß. Daß in den Formeln (1) für L und (2) für V das gleiche α_L auftritt, setzt voraus, daß die Fläche, an der die Verdunstung erfolgt, die gleiche ist wie für den Wärmeübergang. Das ist bei Pflanzen insoferne nicht der Fall, als die fühlbare Wärme längs der ganzen Oberfläche abgegeben wird, während die Wasserdampfabgabe zwar primär an einer viel größeren Fläche im Blattinneren erfolgt, dann aber über die Stomata geht[1], die flächenmäßig nur etwa 1% der Gesamtfläche ausmachen. Freilich wirkt sich der Diffusionswiderstand der größenordnungsmäßig Hundertstel Millimeter langen Spaltöffnungen nicht so stark aus, da er gleichsam zu der etwa mm-starken Grenzschicht in Reihe geschaltet ist. Immerhin wird auch bei geöffneten Spalten eine merkliche Verkleinerung des für die Verdunstung maßgebenden α_L zu erwarten sein. In der Gleichung für V kann man dies auch so berücksichtigen, daß man zwar α_L gleich läßt, dafür aber den Faktor 0,690 entsprechend verkleinert. In der thermodynamischen Verdunstungsformel macht sich dies im ω_S und im ω_V bemerkbar. Wenn das 0,690 kleiner wird, werden ω_S und ω_V kleiner. Der zusätzliche Diffusionswiderstand der Spaltöffnungen bewirkt also eine in beiden Anteilen relativ gleich starke Herabsetzung der Verdunstung. (Die Herabsetzung der Gesamtverdunstung kann man natürlich auch ohne Formeln voraussagen, diese bieten aber die Basis für weitere Überlegungen.)

Nun ist eine Wiese keine ebene Fläche mit Abmessungen von etwa einem halben Meter. Sie setzt sich vielmehr aus einer großen Zahl von Blättern und Stengeln zusammen. Denkt man sich zunächst die einseitig verdunstende Fläche durch eine zweiseitig verdunstende ersetzt, so wird — wenn alles übrige gleich bleibt — α_L doppelt so groß werden, wenn man es auf die Projektionsfläche bezieht. Bei 4 übereinanderliegenden verdunstenden Flächen wäre also α_L 4mal so groß, bei 6 6mal usw., wenn — wie gesagt — alles übrige gleich bliebe. Gerade das stimmt aber nicht, da durch die Vermehrung der Flächenzahl die Ventilation behindert wird. Die Auswirkung zusätzlicher verdunstender Flächen auf das für die

[1] Von der cuticulären Transpiration sei hier abgesehen.

Projektionsfläche geltende α_L wird also immer geringer werden. Quantitative Unterlagen können hier aber auch die gut erforschten Gesetze des Wärme- und Stoffüberganges zunächst nicht liefern. Zwar ist es möglich, die Wärmeübergangszahl für eine ebene Fläche oder einen Draht zu berechnen, mit einiger Mühe würde man vielleicht auch für andere einfache Formen Gleichungen entwickeln können. Der Versuch, auf diesem Weg zu einer Wärmeübergangszahl für eine Rasenfläche zu kommen, kann aber wohl als aussichtslos gelten.

Hier hat die neueste meteorologische Forschung erste Werte gewinnen können. Aus Messungen der Vertikalprofile von Temperatur, Feuchte und Wind an den 70 m hohen Funkmasten der Wetternachrichtenstelle Quickborn bei Hamburg konnte FRANKENBERGER (1955) mit Hilfe weiterer Geräte zur Messung der Strahlungsbilanz, der Verdunstung, der Bodentemperaturen und des Austausches seit Herbst 1953 alle Glieder des Wärmehaushalts der um die Funkstelle liegenden Wiesen zahlenwertmäßig gewinnen. Eine von ihm auf Grund von je 200 Mittagsmeßwerten der eingehenden Größen gefundene Formel lautet für 15° C Lufttemperatur in der Schreibweise der vorliegenden Arbeit

$$V = -0{,}52\,(S + B) - 10\sqrt{v}\,(\vartheta_L - \vartheta_L'). \tag{9}$$

Dabei ergibt sich V in mcal cm^{-2}min^{-1}, wenn man den Energiestrom $S + B$ in der gleichen Einheit, die Windgeschwindigkeit v in m sec^{-1} und die Psychrometerdifferenz $\vartheta_L - \vartheta_L'$ in °C einsetzt. Diese aus wirklichen Meßwerten gewonnene Formel ist funktionell identisch mit der eingangs abgeleiteten Formel für $V = V_S + V_V$ (6a, b), wenn man an Stelle des relativen Sättigungsdefizits $1 - \varphi$ die Psychrometerdifferenz $\vartheta_L - \vartheta_L'$ einführt.

$$V = -r\omega_S\,(S + B) - \alpha_L\,(\vartheta_L - \vartheta_L'). \tag{10}$$

Der von FRANKENBERGER zu 0,52 gefundene Koeffizient des Strahlungsanteils wäre für eine nasse Oberfläche von 15° C nach Tabelle 2 knapp 0,65. Der Unterschied von 20% erklärt sich zwanglos durch den schon früher besprochenen Einfluß des zusätzlichen Diffusionswiderstandes der Stomata und auch dadurch, daß ja die Strahlung nicht überall verdunstungsfähige Oberflächen trifft. Wie FRANKENBERGER bemerkt, war die von ihm gemessene Verdunstung um 21% geringer als die nach THORNTHWAITE (1954) berechnete potentielle Evapotranspiration.

Der Vergleich zwischen den Koeffizienten des Ventilations-Feuchte-Anteils führt zu der schon mehrfach erwähnten Beziehung, daß die in Tabelle 1 für eine Fläche von 0,5 m angegebenen Wärmeübergangszahlen im Mittel über die Vegetationsperiode denen der Quickborner Wiesen für rund 25 cm mittlere Rasenhöhe entsprechen. Leider gibt es kaum Freilanduntersuchungen, die Angaben über die Wärmeübergangszahl

ausgedehnter natürlicher Oberflächen machen. Von BÜTTNER (1934) liegen einige wenige Werte vor. Obwohl sie über Wüstenboden gewonnen wurden, passen sie gut zu den obigen Werten.

Aus den umfangreichen Messungen FRANKENBERGERS[1] ergab sich, daß der Ventilations-Feuchte-Anteil an der Gesamtverdunstung in der Vegetationsperiode unter 25% blieb. Lediglich im Winterhalbjahr wird er größer. Da diese Monate aber nur einen vergleichsweise kleinen Beitrag zur Jahresverdunstung (470 mm) lieferten, nämlich 17%, war auch im Mittel über das ganze Jahr der Strahlungsanteil doppelt so groß wie der Ventilations-Feuchte-Anteil.

Der Einfluß der Energieversorgung auf die Verdunstung kommt auch bei WALTER (1950) zum Ausdruck, wenn er schreibt: „Die Unterschiede der Verdunstungskraft an Sonnen- und Schattenstandorten innerhalb eines Klimagebietes sind viel beträchtlicher als an Sonnenstandorten der verschiedenen Klimazonen."

Zusammen mit den in der vorliegenden Arbeit aufgezeigten Beziehungen dürften diese Angaben zeigen, welche Bedeutung die energetischen Voraussetzungen für die Verdunstung haben. Man darf sie nicht übersehen, wenn man zu Gesetzmäßigkeiten kommen will, die die natürlichen Verhältnisse beschreiben. Untersuchungen an Pflanzen etwa im Windkanal können nur zu Gesetzen führen, die dem Ventilations-Feuchte-Glied entsprechen, also den in der Natur weitaus überwiegenden Strahlungsanteil vernachlässigen. Auf der anderen Seite wird man aber auch nicht erwarten können, daß Versuche mit Einzelpflanzen (HESSE 1955) mit ihrem ganz anders gearteten Wärmehaushalt leicht auf die Verdunstung von Pflanzenbeständen übertragbar sind. Auf einen Trugschluß dieser Art — allerdings nicht bei der Verdunstung, sondern beim Tau — wird im folgenden noch eingegangen werden.

3. Die Taubildung

Schon mehrfach, so in Abb. 1 und Tabelle 3, trat der Taufall gleichsam als Verdunstung mit negativem Vorzeichen auf. Auch für die Bildung von Tau: Wassertröpfchen, die sich als Folge der direkten Kondensation aus der anliegenden klaren Luftschicht auf den durch nächtliche Ausstrahlung abgekühlten wesentlich horizontalen Fläche ablagern (BERGERON 1938) und von Reif, sowie für die Sublimationsanteile des Rauhreifs und den Beschlag gilt die thermodynamische Verdunstungsformel (4), die man hier besser thermodynamische Tauformel nennen könnte. Die anderen Niederschlagsformen wie Nebeltau, Rauheis, Rauhfrost, Nebel, Regen usw. kondensieren schon in der Luft. Ihrer Bildung liegen — wie

[1] Herr Dr. FRANKENBERGER hat mir diese Zahlen vor ihrer Publikation mitgeteilt. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle für die selbstlose Unterstützung und seine stete Hilfsbereitschaft danken.

bereits eingangs erwähnt wurde — andere Gesetzmäßigkeiten zugrunde, auf die hier nicht eingegangen wird.

Was sagt nun die thermodynamische Tauformel

$$W = W_S + W_V = -\omega_S (S + B) - \omega_V \alpha_L (1 - \varphi) \qquad (4)$$

über die Gesetzmäßigkeiten des Taufalles aus?

Da der Ventilations-Feuchte-Anteil nur negative Werte annehmen kann, wirkt er immer taumindernd. Tau kann nur auftreten, wenn W_S dem Betrag nach größer ist als W_V. $S + B$ muß bei Tau also immer negativ sein, d. h. die Fläche effektiv Energie durch die Strahlung verlieren. Selbst in dem für die Taubildung günstigsten Fall gesättigter Luft ist der Tauzuwachs demnach durch die Strahlungsbilanz energetisch begrenzt. Legt man einer Abschätzung des maximal möglichen Taus bei mitteleuropäischen Verhältnissen eine Lufttemperatur von 10° C, Sättigung der Luft und eine Strahlungsbilanz von $-0{,}12$ cal $cm^{-2}min^{-1}$ zugrunde, so ergibt sich 0,07 mm Tau je Stunde oder 0,7 mm Tau während einer zehnstündigen Nacht. Wie eine eingehendere Untersuchung (HOFMANN 1955) unter Berücksichtigung der Temperatur- und Feuchteabhängigkeit der effektiven nächtlichen Ausstrahlung zeigt, kann auch unter günstigsten Verhältnissen 1 mm/Nacht nicht erreicht werden. Die wirklich gemessenen Höchstwerte des Taufalls erreichen 0,5 ... 0,6 mm/Nacht (STEPHAN 1954, GELBKE 1955). Dies liegt daran, daß eben nicht alle für den Taufall wesentlichen Parameter gleichzeitig ihren optimalen Wert haben. Die Temperatur und die Dauer der Nacht zeigen im Jahresgang sogar einen etwa gegensinnigen Verlauf, so daß bei uns weder die Zeit der höchsten Nachttemperaturen (Juli) noch die der längsten Nächte (Dezember) die günstigsten Bedingungen für den Taufall ergeben, sondern die Herbstmonate September und Oktober. Wegen der mit der Abkühlung der Oberfläche verbundenen Abnahme des effektiven Energieverlustes durch die Ausstrahlung, stellen die $-0{,}12$ cal $cm^{-2}min^{-1}$ einen Wert dar, der nur sehr selten erreicht wird. Vor allem aber verschwindet der Ventilations-Feuchte-Anteil in der Regel nicht. Bei den in Abb. 1 und Tabelle 3 angenommenen Verhältnissen ($\alpha_L = 20$ mcal $cm^{-2}min^{-1}grad^{-1}$, $\vartheta_L = 10°$ C) würde der zeitliche Tauzuwachs je Prozent Sättigungsdefizit um 0,0017 mm h^{-1} abnehmen, d. h. er würde selbst bei den für die Abschätzung der energetischen Grenze vorausgesetzten hohen Strahlungsverlusten bei 60% relativer Feuchte aufhören.

Der zeitliche Tauzuwachs ist also, wenn man von den Einflüssen des Taufängers absieht, von fünf meteorologischen Parametern abhängig.

a) Die Lufttemperatur geht in die beiden Koeffizienten ω_S und ω_V ein und bewirkt im allgemeinen eine Zunahme des Taus mit wachsender Temperatur. Der Einfluß ist oft durch die Auswirkung anderer Parameter überdeckt, die mit der Temperatur (meteorologisch) gekoppelt sind.

b) Die effektive Abgabe von Strahlungsenergie durch die taubildende Fläche ist eine notwendige Voraussetzung für die Taubildung. Da eine Messung der Strahlungsbilanz oft nicht möglich ist, können Bewölkungsgrad und Horizonteinengung als Hinweis dienen. Die Bewölkung und mit ihr die nächtliche Strahlungsbilanz ändern sich meist viel rascher als die übrigen Parameter. Daher stimmt in Nächten mit durchziehenden Wolkenfeldern der zeitliche Verlauf des Taufalls gut mit dem Gang der Bewölkung bzw. der nächtlichen Strahlungsbilanz überein. Abb. 2 zeigt

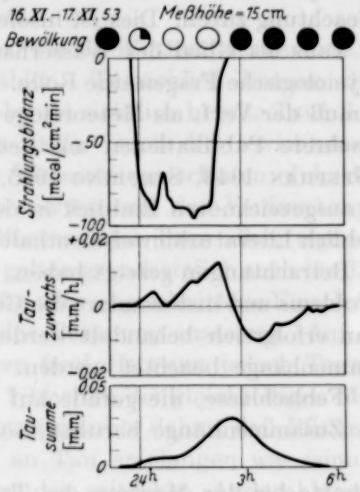


Abb. 2. Zeitlicher Verlauf der Bewölkung und der Strahlungsbilanz sowie der Tauintensität und der Tausumme auf einem künstlichen Taufänger beim Durchzug einer Bewölkungslücke

als charakteristisches Beispiel den Verlauf der Bewölkung, der Strahlungsbilanz und des Taufalls bzw. der Verdunstung beim Durchzug einer Wolkenlücke. Wie man aus der Kurve der Tausumme sieht, war der Tau lange vor Sonnenaufgang bereits wieder verdunstet.

c) Die Wärmezufuhr aus dem Taufänger (Boden) vermindert den Taufall. Besonders bei Reif können geringe Unterschiede im Wärmenachschub deutlich erkennbar werden (Geiger 1950).

d) Soferne die Luft nicht gesättigt ist, nimmt der zeitliche Tauzuwachs mit wachsender Windgeschwindigkeit ab. Örtliche Koppelungen zwischen dem Wind und anderen Parametern können manchmal diesen Einfluß überdecken.

f) Mit abnehmender relativer Luftfeuchtigkeit sinkt die Taumenge. Sättigung der Luft ist zur Taubildung nicht erforderlich, doch muß die Oberflächentemperatur auf jeden Fall unterhalb des Taupunktes der Luft liegen.

Für die Tausumme einer Nacht spielt natürlich neben der Intensität des Taufalls die Andauer eine Rolle. In der Regel beginnt der Taufall bereits einige Zeit vor Sonnenuntergang und dauert auch nach Sonnenaufgang noch an, da ja nicht die Einstrahlung, sondern die Strahlungsbilanz maßgebend ist.

Obwohl es schon seit langem bekannt ist (WELLS 1815), daß die effektive nächtliche Ausstrahlung und die durch sie bewirkte Abkühlung des Taufängers eine wesentliche Voraussetzung für die Bildung des Taus ist, wurde der thermodynamischen Seite des Tauproblems bislang nur eine ungenügende Beachtung zuteil. Dies ist insoferne verständlich, als meist die Rolle des Taus als Glied des Wasserhaushalts interessierte. Daneben spielten physiologische Fragen eine Rolle. Von einem Eingehen auf dieses Problem muß der Verf. als Meteorologe absehen, zumal von botanischer Seite mehrere Publikationen aus neuerer Zeit (HILTNER 1930, LEICK 1953, STEPHAN 1943, STEUBING 1955, WALTER 1950 u. a.) vorliegen, die einen ausgezeichneten Einblick in den derzeitigen Stand ermöglichen und reichlich Literaturhinweise enthalten. Dagegen dürften schon die bisherigen Betrachtungen gezeigt haben, daß die meteorologische Seite des Tauproblems und insbesondere die Gesetzmäßigkeiten der Taubildung nur dann erfolgreich behandelt werden können, wenn die energetischen Zusammenhänge beachtet werden. Durch die kritische Betrachtung einiger Fehlschlüsse, die gerade auf der Nichtbeachtung dieser energetischen Zusammenhänge beruhen, soll diese Feststellung erhärtet werden.

WOLLNY (1892) hatte bei der Messung des Taufalles auf Pflanzen durch Wiegen der eingetopften Pflanzen gefunden, daß „die mit betauten Pflanzen bestandenen Flächen eine Gewichtsabnahme während der Taubildung erfahren". Er glaubte, den wahren Taufall dadurch erfassen zu können, daß er Blumentöpfe mit Grasbewuchs teils frei aufstellte, teils in 1 m Höhe mit einer Leinwand überspannte und die Differenz der Gewichtsänderungen beider Aufstellungsarten als wahren Taufall ansah. Nun fällt zwar bei den überdachten Töpfen mit der effektiven Ausstrahlung der Strahlungsanteil W_S praktisch weg, der von den unveränderten Parametern Ventilation und Luftfeuchtigkeit abhängige Anteil W_V bleibt aber der gleiche wie bei den frei aufgestellten. Es ist also nicht so, daß durch die Überdachung nur der Taufall, d. h. die Zufuhr zusätzlichen Wassers verhindert wird, sondern an die Stelle der Wasserzufuhr tritt eine mitunter merkliche Wasserabgabe durch Verdunstung. Die Differenz zwischen den beiden Aufstellungsarten entspricht somit etwa dem W_S. Das zeigen auch die Meßwerte WOLLNYS, die maximal 0,9 mm/Nacht erreichten. Auf der anderen Seite bewirkt die nächtliche Ausstrahlung auch dann eine Herabsetzung der Verdunstung (siehe vorletztes Beispiel in Tabelle 3), wenn kein Taufall auftritt. Eine Ver-

kennung des wahren Wesens des Taufalls liegt in einer neueren Arbeit der Ansicht zugrunde, daß man durch Überdecken mit einem „wasserundurchlässigen" Stoff den Taufall verhindere. Das sichtbare Ergebnis — kein Taufall — scheint der in dieser These notwendigerweise enthaltenen Meinung recht zu geben, daß der Tau etwa wie der Regen fällt. Der vielfach auch für den Tau verwendete Ausdruck „atmosphärische Berieselung" vermag diese irrige Deutung nur zu unterstützen. In Wirklichkeit wird durch die Wärmestrahlung der Überdachung die Strahlungsbilanz der Pflanzenoberflächen fast ausgeglichen und der Strahlungsanteil W_S praktisch zu Null.

Meßanordnungen, wie sie WOLLNY verwendete, würde man heute zu den Lysimetern zählen. Tatsächlich können diese auch Gewichtsabnahmen zeigen, obwohl sichtlich bereits Taufall eingetreten ist (LEHMANN u. SCHANDERL 1942). Durch die Gewichtsänderung der Lysimeter kann man wohl die Wasserbilanz erfassen, d. h. die Differenz aus dem Taufall auf die exponierten und der Verdunstung der abgeschatteten Pflanzenteile, zur Messung des Taus allein eignen sie sich nicht.

Diese Bedenken gelten grundsätzlich auch für die Versuche HILTNERs (1930), der eingetopfte oder abgeschnittene Einzelpflanzen in ihrer natürlichen Wuchshöhe der Betauung aussetzte. Auf die Projektionsfläche der Pflanzen bezogen fand HILTNER jedoch Taumengen, die zwischen dem 2,2- und dem 7,1fachen der gleichzeitigen Meßwerte an Roßhaarsieben lagen. HILTNER glaubte daher, daß Pflanzenbestände im Mittel etwa das 5,5fache an Tau empfangen wie seine Roßhaardrosometer. Nun ist aber wegen der seitlichen Ausstrahlung der Gesamtenergieverlust freistehender Pflanzen erheblich größer als der der gleichen Pflanzen im geschlossenen Bestand. Nimmt man nun näherungsweise an, daß der Taufall im gleichen Maße zunimmt wie die Ausstrahlungsverluste, so findet man (HOFMANN 1955), daß die von HILTNER verwendeten Pflanzen im geschlossenen Bestand etwa das 2fache an Tau erhalten würden wie seine Roßhaarsiebe. Annähernd das gleiche Verhältnis findet GELBKE (1955) zwischen LEICKschen Tauplatten und den HILTNERschen Drosometern. Die von HILTNER untersuchten Pflanzen würden also im geschlossenen Bestand etwa den gleichen Tau empfangen wie LEICKsche Tauplatten in vergleichbarer Lage.

Der Gedanke, daß man die Tauplattenmeßwerte „im Hinblick auf die viel größere tätige Oberfläche mit einem Pflanzenfaktor multiplizieren" muß (LEICK 1953), ist in verschiedenen Formulierungen in vielen Arbeiten zu finden. Nun ist aber die Taubildung kein Vorgang wie etwa die Adsorption, die mit der Oberfläche zunimmt. Im Gegenteil ist der für die Taubildung wesentliche Strahlungsanteil W_S insoferne kaum von der Struktur der Oberfläche abhängig, als die Ausstrahlung selbst glatter nichtmetallischer Oberflächen nur wenige Prozente unterhalb

der eines schwarzen Körpers liegt. Dieser Wert kann aber auch bei stärkster Aufgliederung höchstens näherungsweise erreicht werden. Dagegen wächst der Ventilations-Feuchte-Anteil mit der Vergrößerung der auf die Flächeneinheit des Bodens bezogenen Größe der Oberfläche. Das würde zu einer Herabsetzung des Taufalls führen, wenn nicht gleichzeitig die Ventilation vermindert werden würde. Eine allgemein gültige Aussage, ob Pflanzenbestände mehr Tau empfangen als Drosometer, ist angesichts der starken Variabilität der mikrometeorologischen Faktoren gerade in Bodennähe nicht möglich. Dazu müßte man in jedem Fall die mikrometeorologischen Verhältnisse kennen. Es besteht aber kein Anlaß, anzunehmen, daß sich lebende Pflanzen in irgendeiner Weise dem Tau gegenüber anders verhalten als ähnliche künstliche Körper in vergleichbarer Exposition.

Überhaupt sollte man beim Tau Beziehungen zwischen Einzelmeßwerten in der Form von „Faktoren" und %-Angaben tunlichst vermeiden. Bei schwachem Tau können an sich geringfügige örtlich bedingte Unterschiede in den meteorologischen Parametern relativ große Unterschiede im Taufall bewirken. Bei starkem Taufall fallen die gleichen absoluten Abweichungen kaum ins Gewicht. Überträgt man nun die bei schwachem Tau oder auch die im Mittel gefundenen Verhältniszahlen auf starke Taufälle, so ergeben sich dann rechnerische Werte, die wegen der energetischen Begrenzung nie und nimmer reell sein können. Argumentationen dieser Art wurden aber schon mehrfach zur Basis von Abschätzungen des Taufalles gemacht.

Zusammenfassung

Verdunstung und Taubildung einer nassen frei exponierten Oberfläche lassen sich als Summe zweier Terme

$$W = W_S + W_V = -\omega_S (S + B) - \omega_V \alpha_L (1 - \varphi)$$

darstellen, die beide (über ω_S, ω_V) mit steigender Temperatur wachsen. Der erste (Strahlungsanteil W_S) ist der um den Wärmestrom aus dem Körper B vermehrten Strahlungsbilanz S proportional, der zweite (Ventilations-Feuchte-Anteil W_V) dem Produkt aus der Wärmeübergangszahl α_L und dem relativen Sättigungsdefizit $1 - \varphi$.

Neben das Sättigungsdefizit der Luft, das bisher oft ausschließlich als Ursache der Verdunstung betrachtet wurde, tritt als mindestens gleichberechtigter Faktor die Energiezufuhr durch die Strahlung. In der Verdunstungssumme des Jahres und insbesondere der Vegetationsperiode übertrifft der Strahlungsanteil den Ventilations-Feuchte-Anteil erheblich. Man kann also nicht erwarten, daß sich ein Gesetz, welches die *kausalen* Zusammenhänge zwischen der Verdunstung und den meteorologischen Parametern beschreibt, als einfache Produktformel

darstellen läßt, die zudem die Strahlung nicht enthält. Verdunstungsmessungen mit den üblichen Evaporimetern heben den Ventilations-Feuchte-Anteil in unnatürlicher Weise hervor. Dies trifft auch für Laboratoriumsmessungen an Pflanzen zu, da in diesen Fällen die bei der natürlichen Transpiration entscheidende Strahlung meist ausgeschaltet ist.

Da der Ventilations-Feuchte-Anteil immer den Charakter einer Verdunstung hat, muß bei Taubildung der Strahlungsanteil überwiegen. Er führt zu einer energetischen Grenze für die Taumenge, die für mitteleuropäische Verhältnisse bei 0,7 mm je Nacht liegt. Die Nichtbeachtung der energetischen Verhältnisse hat zu Trugschlüssen geführt, die kurz besprochen werden.

Die Gesetzmäßigkeiten der Verdunstung und der Taubildung wird man nur dann erfolgreich untersuchen können, wenn man ihre Rolle als Glieder des Wärmehaushalts, d. h. ihre energetische Seite nicht übersieht.

Literatur

Baumgartner, A.: Der Wärmehaushalt eines jungen Waldes. München 1955. (Manuskript.) — Bergeron, T.: Hydrometeor-Beschreibungen (1937). Com. Météor. Internat. Procès-verbaux Sess. Salzbourg 1937, Nr 40, S. 232—245, 1938. — Boss, G.: Die Brauchbarkeit des Piche-Evaporimeters bei Verdunstungsmessungen. Ber. dtsch. Wetterdienst, US-Zone **1952**, Nr 35, 194—202. — Brown, H. T., and F. Escombe: Researches on some of the processes of green leaves. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. A **76**, 29—111 (1905). — Büttner, K.: Die Übertragung durch Leitung und Konvektion, Verdunstung und Strahlung in Bioklimatologie und Meteorologie. Abh. preuß. Meteor. Inst. **10**, Nr 5, 37 S. (1934). — Eckert, E.: Wärme- und Stoffaustausch. Berlin 1949. — Fleischer, R.: Der Jahresgang der Strahlungsbilanz und ihrer Komponenten. Ann. Meteor. **6**, 357—364 (1953/54). — Frankenberger, E.: Ergebnisse von Wärmehaushaltsmessungen. Meteor. Rdsch. **7**, 81—85 (1954). — Über Strahlung und Verdunstung. Ann. Meteor. **7**, 47—52 (1955). — Über vertikale Temperatur-, Feuchte- und Windgradienten in den untersten 7 Dekametern der Atmosphäre, den Vertikalaustausch und den Wärmehaushalt an Wiesenboden bei Quickborn (Holstein) 1953/54. Ber. dtsch. Wetterdienst, **3**, Nr 20 (1955). — Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht, 3. Aufl. Braunschweig 1950. — Gelbke, W.: Untersuchungen zur Methodik der Taumessung an Hand dreijähriger Taumeßreihen in Greifswald. Abh. Meteor. Hydrol. Dienst DDR **5**, Nr 38, 104 S. (1955). — Göhre, K.: Beitrag zur Verdunstung in Abhängigkeit vom Sättigungsdefizit der Luft. Arch. Forstwesen **1**, 137—144 (1952). — Hesse, W.: Ergebnisse von Pflanzentranspirationsmessungen. Ann. Meteor. **7**, 111—118 (1955). — Hiltner, E.: Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. Landwirtsch. A **3**, 1—70 (1930). — Hofmann, G.: Die Thermodynamik der Taubildung. Ber. dtsch. Wetterdienst, **3**, Nr 18, 45 S. (1955). — Huber, B.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Freising-München 1935. — Die Evaporation. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, S. 265 bis 285. Heidelberg 1956. — Die Temperatur pflanzlicher Oberflächen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, S. 285—292. Heidelberg 1956. — Kern, H.: Verteilungskarten von Landverdunstung und Abfluß. Meteor. Rdsch. **7**, 137—140 (1954). — Landeck, J., u. S. Uhlig: Kondensationserscheinungen über Brachland. Meteor. Rdsch. **5**, 107 (1952). — Lehmann, P., u. H. Schanderl: Tau und

Reif. Pflanzenwetterkundliche Untersuchungen. Wiss. Abh. Reichsamt Wetterd. Berlin **9**, Nr 4 (1942). — Leick, E.: Grundsätzliches zur Taumessungsfrage. Kulturpflanze **1**, 53—78 (1953). — Reichel, E.: Der Stand des Verdunstungsproblems. Ber. dtsch. Wetterdienst, US-Zone **1952**, Nr 35, 155—172. — Rossmann, F.: Beobachtungen über Schneerauchen und Seerauchen. Wetter **51**, 309—317 (1934). — Das Rauchen der Wälder nach Regen und die Unterscheidung von Wasserdampf und Wasserrauch. Wetter u. Leben **4**, 56—57 (1952). — Schmauss, A.: Randbemerkungen I: 5. Nebelbildung nach Sonnenaufgang. Meteor. Z. **35**, 184 (1918). — Stephan, J.: Zum Tauproblem. Biol. generalis (Wien) **7**, 204—229 (1943). — Bio- und mikroklimatische Untersuchungen an Ornithopus sativus. Beitr. Biol. Pflanz. **30**, 275—325 (1954). — Steubing, L.: Studien über den Taufall als Vegetationsfaktor. Ber. dtsch. bot. Ges. **68**, 55—70 (1955). — Thornthwaite, C. W.: The determination of potential evapotranspiration. Publ. Climatol. **7** (1), 218—225 (1954). — The air as a water absorbing medium. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3. Heidelberg 1956. — Walter, H.: Einführung in die Phytologie. III, 1: Standortslehre. Stuttgart 1950. — Wells, W. C.: An essay on dew and several appearance connected with it, 2. Ausg. London 1815. — Wollny, E.: Untersuchungen über die Bildung und die Menge des Taus. Forsch. Gebiet Agrikulturphys. **15**, 111 (1892).

Dr. G. Hofmann, Meteorolog. Inst. d. Univ., München 13, Amalienstr. 52/III

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Das Leben der Gewächse

Ein Lehrbuch der Botanik. Von Dr. **Friedrich Oehlkers,** o. Professor der Botanik an der Universität Freiburg i. Br. In zwei Bänden.

Erster Band: **Die Pflanze als Individuum**

Mit 523 Textabbildungen. VIII, 463 Seiten Gr.-8°. 1956. Ganzleinen DM 39.60

Inhaltsübersicht: Einleitung. — **Die Gestalt der Gewächse in Entwicklung und Aufbau.** Einführung: Die celluläre Natur der Pflanzen. A. Cytologie: Die Zelle und ihre Bestandteile (Struktur der Zelle). Die Zelle als Ganzes. — B. Histologie (Gewebelehre): Die Probleme der Vielzelligkeit. Die Differenzierungsweise der Zellen in einem vielzelligen Organismus. Die wichtigsten Gewebetypen. — C. Organographie: Einführende Bemerkungen. Die Struktur. Die äußere Gestalt. — **Die Grenzen der Gewächse.** A. Der Anfang: Fortpflanzung und Vererbung. Die Fortpflanzung. Vererbung. — B. Das Ende: Alter, Krankheit und Tod. Das Lebensalter der Pflanzen. Der Vorgang des Alterns. Die Krankheiten der Pflanzen. (Phytopathologie). Der Tod. — **Die Ursachen der Entwicklung (Entwicklungsphysiologie).** Einführende Erörterungen: Physiologie der Keimung. Aktivitätswechsel ganzer Pflanzen (Endogener Jahresrhythmus). Das Wachstum. Differenzierung. Regeneration. Der Gestaltswechsel. Die Bedingungen der Reproduktion. Die Geschlechtsbestimmung. Die Bedingungen der Kopulation und Meiosis. — Literaturverzeichnis. Namen- und Sachverzeichnis.

Zweiter Band in Vorbereitung.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie

Von Professor Dr. **Alfred Kühn**, Tübingen. Mit 477 Textabbildungen. IX, 506 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 43.60

Aus den Besprechungen: Das vorliegende Buch Alfred Kühns ist ein Geschenk, für das ihm nicht nur der experimentierende Biologe, sondern auch alle dankbar sein müssen, die sich über den heutigen Stand der Entwicklungsphysiologie und ihrer Probleme zu orientieren wünschen. — Die unübersehbare Fülle der vorliegenden Teilergebnisse aus allen Organismenreichen kann nur durch einen Meister dieses Faches sinnvoll zusammengefaßt werden, der selbst — vielleicht als einer der letzten — noch in der Lage ist, so ziemlich das meiste davon aus eigener Anschauung zu kennen. In dieser Tatsache liegt der gar nicht hoch genug anzuschlagende Wert des Buches. — Sein Inhalt behandelt die Grundlagen der Entwicklungsphysiologie, angefangen von der spezifischen Struktur der Zellen und ihrer identischen Vermehrung über die Entwicklungsmöglichkeit der Zellen und die raum-zeitliche Ordnung ihrer Bedingungen innerhalb eines Organismus bis zur Wiederherstellung oder Veränderung des Erbgefüges und zum Beginn eines neuen typischen Entwicklungsgeschehens. Die Gliederung des ungeheuren Stoffes in 30 Vorlesungen scheint mir deshalb besonders glücklich, weil dadurch von vornherein der Anschein vermieden wird, als ob es heute schon eine allgemein gültige Theorie der Entwicklungserscheinungen gäbe. Statt dessen liegt jeder Vorlesung eine präzise formulierte Fragestellung zugrunde, aus der dann bestimmte Arbeitshypothesen entwickelt werden, welche oft genug an der Grenze unseres heutigen Wissens nur zu weiteren Fragen führen. Nur diese lockere Gliederung gestattet eine so ungewöhnlich große Auswahl von Beispielen aus der Tier- und Pflanzenwelt sowie aus dem Reiche der Protisten. Sie regen unsere Phantasie an, indem sie den Lernenden an Stelle von Spezialuntersuchungen die ganze Weite und Tiefe der Problematik des lebendigen Geschehens vor Augen führen. — Die reiche und schöne Bebilderung macht das Buch zugleich zum schönsten Bildatlas der Entwicklungsphysiologie, den wir besitzen. Auch dem Verleger gebührt dafür besonderer Dank.

Professor Goerttler, Freiburg i. Br., in „Berichte über die allgemeine und spezielle Pathologie"

... Die lebendige Darstellung vermeidet jede Schematisierung. Dem Leser wird Tatsachenmaterial in großer Fülle vorgelegt. Die Mannigfaltigkeit der deskriptiven und experimentellen Tatsachen ist gemeistert durch die induktive und systematisierende Herausarbeitung der typischen Vorgänge und der Funktionstypen. Nahezu 500 in einheitlicher Manier hergestellte Abbildungen erläutern den Text und zeigen in eindringlicher Weise, daß Wirkungen in der Entwicklung Gestaltungen sind. Die Liebe und Begeisterung des Autors haben ein faszinierendes Werk entstehen lassen, das jeden an der Biologie Interessierten durch Inhalt und Form, durch Auswahl und Formulierung, durch Herausarbeitung des Gesicherten und der Probleme fesseln muß und manchen verführen wird, sich diesem — wie der Verfasser sagt — charakteristischen Zweig der modernen Biologie zuzuwenden.

Professor Autrum, Würzburg, in „Berichte über die gesamte Physiologie"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei

Springer-Verlag, Berlin - Göttingen - Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany